ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 67

2

ФЕВРАЛЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1982

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *С. В. Добрянская* и *Л. Б. Наместникова*

Сдано в набор 11.11.81. Подписано к печати 27.01.82. М-26318. Формат бумаги $70\times108^1/_{16}$. Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. $8^1/_2+4$ вкл. ($^1/_2$) = 12.6 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.62. Тираж 2315. Тип. зак. 885.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 582.542.1

Ю. Н. Прокудин

ИТОГИ КОМПЛЕКСНОГО БИОСИСТЕМАТИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ *ELYTRIGIA REPENS (POACEAE)*

YU. N. PROKUDIN. THE RESULTS OF COMPOSITE BIOSYSTEMATICAL STUDY OF *ELYTRIGIA REPENS (POACEAE)*

На основе исследований морфологических, антэкологических (сроки и суточный период цветения) и кариологических (число хромосом) особенностей 33 образцов *Elytrigia repens* установлено, что морфологическое его разнообразие не связано с условиями произрастания. Все образцы имеют одинаковое число хромосом (2n=42), сходный суточный период цветения и относительно низкую семенную продуктивность. Полиморфизм этого вида не создает отчетливой внутривидовой дифференциации и не отражает этапов микроэволюции. Описываемые в пределах вида многочисленные разновидности и формы не имеют таксономического значения. Они результат высокогетерозиготной генетической основы гибридного вида.

Уже длительное время ботаники Харьковского государственного университета занимаются комплексным изучением дикорастущих злаков с применением различных методов исследования. Наряду с традиционными методами при критико-систематическом анализе широко используются данные анатомии (структура листовой пластинки), кариологии (число хромосом), антэкологии (сроки и суточная ритмика цветения). Ведутся наблюдения в природе и на опытных участках. Большое внимание уделяется изучению внутривидовой изменчивости полиморфных широкоареальных видов.

Участники этих комплексных биосистематических исследований опубликовали значительное число работ, посвященных анатомии, кариологии, антэкологии, критическому разбору отдельных видов и родов злаков. Полная библиография этих агростологических работ (до 1976 г.) приводится в монографии «Злаки Украины» (Прокудин и др., 1977), подводящей итоги многолетним биосистематическим исследованиям. Ряд работ опубликован после выхода в свет указанной монографии (Прокудин, 1977, 1978; Прокудин, Тверетинова, 1977; Прокудін, Верниченко, 1977; Прокудін, Калениченко и др., 1979; Вовк, 1977а, б; Ермоленко, 1977; Калениченко, 1977а, б, 1979; Петрова, 1977; Тверетінова, 1977).

В 1971—1975 гг. основным объектом наших исследований был пырей ползучий *Elytrigia repens* (L.) Nevski. Как известно, этот вид является очень полиморфным, в составе его описано большое число разновидностей и форм. Он имеет обширный ареал, охватывающий Евразию, Северную Америку и ряд других районов земного шара. Этот вид обладает высокими кормовыми достоинствами и вместе с тем является злостным корневищным сорняком. Изучение вида, которому присущи именно такие особенности, представляло значительный научный интерес и имело практическое значение.

В задачу исследований входило выяснение сущности внутривидового полиморфизма, степени обособленности и устойчивости внутривидовых групп, выделяемых на базе морфологических признаков; различаются ли эти группы также по анатомическим, кариологическим и антэкологическим показателям; отношение их к процессам микроэволюции, т. е. можно ли их рассматривать как ступени видообразования и не являются ли некоторые из них претендентами на видовую самостоятельность.

Изучение проводили в течение 5 лет (1971—1975 гг.). В исследованиях участвовали О. А. Петрова, В. В. Тверетинова, М. Г. Калениченко, Ю. В. Верниченко и некоторые другие сотрудники, а также студенты-дипломники кафедры ботаники Харьковского университета. В полном объеме итоги проведенных комплексных исследований еще не опубликованы, но часть данных по отдельным вопросам публиковалась (Петрова, 1975, 1977; Прокудин, Тверетинова, 1977). Об исследовании в целом докладывалось на делегатских съездах УБО и ВБО (Прокудин, 1977, 1978). При подготовке данной статьи использованы материалы итогового отчета о выполнении темы коллективом ботаников Харьковского университета за 1971—1975 гг.

Материал и методика

В 1971 г. была проведена ботаническая экспедиция в разные районы Украины (Полесье, Лесостепь, Степь), в ходе которой собрали большой, разнообразный в морфологическом и эколого-фитоценотическом отношениях материал по *E. repens*. Всего из разных местообитаний отобрали 33 образца. В каждом местообитании было сделано геоботаническое описание и собран гербарий для последующего морфологического и анатомического анализов. Для 23 образцов, кроме гербария, были взяты «дерновины» (по 3—5 выкопанных с грунтом растений каждого образца), надземные части которых срезались и гербаризировались, а подземные доставлялись в живом состоянии на опытный участок и ботанический сад Харьковского университета, где высаживались на метровых квадратных делянках с расстоянием 3—4 м между ними. Каждому образцу (метровый квадрат с 3—5 растениями из одного местообитания) присваивался определенный номер.

В 1972 и 1973 гг. проводили наблюдение за развитием подопытных образцов, изучали сезонные сроки и суточные периоды их цветения. Проводили сбор семенного материала для кариологических исследований.

В 1973 г. была осуществлена подготовка ко второму этапу запланированных исследований — проведению синхронных наблюдений за развитием, сезонными сроками и суточными периодами цветения клонов каждого образца, выращенных в различных географических пунктах. Местами выращивания клонов были избраны Подмосковье (окраина с. Павловская Слобода, Истринский р-н Московской обл. — агробиостанция Московского педагогического института), Харьков (ботанический сад Харьковского университета), Аскания Нова (заповедная степь) и Карпаты (полонина Квасовский Менчул на хребте Черногора — биостационар Львовского университета). В дальнейшем при ссылках на эти пункты для краткости мы будем именовать их стационарами.

Из числа подопытных образцов, изучавшихся в течение двух лет на делянках в ботаническом саду Харьковского университета, для клонирования было взято 6 наиболее интересных номеров (образцов), существенно различающихся по своим морфологическим признакам: №№ 504, 509, 510, 529, 553, 595.

Высадка в грунт указанных шести расклонированных подопытных образцов на всех четырех стационарах была проведена одновременно: утром 23 VIII 1973 г. В 1974 и 1975 гг. на стационарах вели синхронные наблюдения за ростом и развитием подопытных образцов по единой программе в установленные контрольные сроки, а также антэкологические исследования.

В течение всего пятилетнего периода исследований проводили сравнительное анатомо-морфологическое изучение исходного (взятого в природе) и производного (выращенного на опытных участках) материалов по каждому образцу. Это позволяло судить о степени устойчивости отдельных морфологических и анатомических признаков. Определяли числа хромосом для каждого образца в разные годы его существования на опытных участках.

Ниже приводится перечень образцов *E. repens*, которые в течение пяти лет подвергались биосистематическому изучению.

501 — Херсонская обл., Аскания Нова, перелог в Успеновской степи.

504 — Аскания Нова, пологий северо-восточный склон заповедной степи, у центральной дороги.

505 — Аскания Нова, под с признаками засоления в заповедной степи, на границе кварталов 28 и 29.
507 — Аскания Нова, под в квартале 29 заповедной степи.
509 — Аскания Нова, северная лесополоса вдоль дороги на с. Чаплинка, опушка лесополосы, вдоль опытного поля.
510 — Аскания Нова, северная лесополоса, под пологом лесополосы.
517 — Донецкая обл., Ждановский р-н, с. Приморское, берег Азовского моря.
525 — Донецкая обл., Володарский р-н, заповедник «Каменные Могилы», юго-западный склон восточной гранитной гряды.
526 — Заповедник «Каменные Могилы», равнинный участок целинной степи между гранитными грядами.
528 — Донецкая обл., Новоазовский р-н, заповедник «Хомутовская степь», обочина дороги в целинной степи.
529 — Заповедник «Хомутовская степь», равнинный участок абсолютно заповедной степи.
534 — Заповедник «Хомутовская степь», пойма р. Грузкой Еланчик.
537 — Заповедник «Хомутовская степь», плакорный выкашиваемый участок целинной степи.
548 — Ворошиловградская обл., Деркульская лесоопытная станция, притеррасная часть р. Деркул.
552 — Ворошиловградская обл., Меловской р-н, заповедник «Стрельцовская степь», в целинной степи у старой сурчины.
553 — Заповедник «Стрельцовская степь», на заповедном участке вдоль дороги.
556 — Заповедник «Стрельцовская степь», на дне балки в урочище «Хомуток».
565 — Полтавская обл., Хорольский р-н, опушка лесопосадки вдоль автотрассы Харьков—Киев.
570 — Полтавская обл., Чернухинский р-н, у с. Мокиевка, обочина дороги.
595 — Житомирская обл., Овручский р-н, окр. с. Новая Рудня, насыпь старой дороги на пойменном лугу р. Словечны.
601 — Житомирская обл., Овручский р-н, в 6 км к западу от Овруча, обочина дороги вдоль лесопосадки.
608, 609 — Сумская обл., Лебединский р-н, заповедник «Михайловская целина», на разных участках заповедной степи.

Рассмотрим некоторые результаты проведенного комплексного биосистематического изучения образцов *E. repens*.

Результаты анализа морфологических признаков

В ходе комплексных исследований проанализировано более 30 качественных и количественных морфологических признаков, характеризующих особенности вегетативных и генеративных органов *E. repens*.

Стабильными признаками у этого вида оказались форма и длина язычка, отсутствие опушения и шероховатости на стебле (за исключением участка под соцветием), отсутствие волосков на поверхности колосковых и цветковых чешуй, характер остей на чешуях (ости всегда грубые, шероховатые), характер трихом на килях верхней цветковой чешуи. Указанные признаки у некоторых злаков нередко варьируют в пределах одного вида.

Варьирующие качественные признаки: характер опушения стебля под соцветием (стебель голый, опушен прижатыми книзу или загнутыми кверху волосками); окраска растения (зеленая, сизо-зеленая, сизая, синевато-зеленая); характер трихом на стержне колоса (поверхность стержня голая с шипиками на ребрах; стержень с короткими прижатыми волосками, с длинными изогнутыми кверху волосками); окраска остей (зеленая, красноватая, фиолетовая).

К варьирующим количественным признакам относятся размеры всех частей растения, число колосков в колосе и цветков в колосках.

Изучение собранных в экспедиции образцов *E. repens* позволило сделать некоторые выводы относительно распределения морфологических признаков у этого вида.

Такие признаки, как опушение листьев, стебля под соцветием и оси колоса, окраска остей и растения в целом, длина и ширина листовых пластинок, длина остей колосковых и цветковых чешуй, не зависят от географических условий и местообитания, поскольку они могут варьировать в пределах даже одного образца. Так, во многих случаях можно было обнаружить формы с голыми и опушенными стеблями под соцветием и опушенной остью колоса (№№ 553, 608); длинно- и короткоостистые (№№ 537, 608, 609); короткоостистые и безостые (№ 548); с зелеными и красноватыми остями (№ 609) и др. При этом в по-

давляющем большинстве случаев в этих образцах переходные по указанным признакам формы не обнаружены. В ряде случаев в пределах одного образца сочетаются две формы, различающиеся по длине (№№ 525, 526, 553) или ширине (№№ 501, 553, 609) листовой пластинки.

У 13 образцов исследовали наряду с морфологическими некоторые количественные признаки анатомического строения листьев: толщину листовых пластинок, число жилок в листе, максимальные размеры моторных клеток. Полученные результаты обрабатывали статистически. У этих же образцов после статистической обработки показателей длины и ширины листовых пластинок обнаружены следующие особенности. Различия по длине листовых пластинок наблюдаются не только между разными образцами, но и в пределах одного образца. Самые короткие, как и самые длинные, листовые пластинки имеются у образцов, взятых из различных географических и экологических условий. Установить связь между длиной листовой пластинки и условиями обитания образца оказалось невозможным. Отсутствие такой связи подтверждают и данные образцов из трех степных местообитаний в Аскании Нова, которые почти не различались по условиям произрастания, но показали достоверные различия по длине листовых пластинок. Сходные данные получены также при анализе ширины и толщины листовых пластинок и числа жилок в них.

Наоборот, максимальная длина моторных клеток в листе у изученных образцов оказалась весьма стабильной. Из 13 изученных образцов у 12 максимальные размеры моторных клеток составляли 3.5—4 деления окуляр-микрометра. Лишь у одного образца обнаружены более крупные моторные клетки.

Таким образом, анализ полученных данных показал: 1) отсутствие эколого-географической обусловленности таких признаков, как длина, ширина и толщина листовых пластинок, число жилок в листе; 2) неоднородность по ряду морфологических признаков значительного числа образцов; 3) морфологические признаки, определяющие полиморфизм *E. repens*, не образует устойчивых сочетаний. Коррелируют друг с другом только остистость колосковых и цветковых чешуй и ширина листовых пластинок с числом жилок в ней. Возможно, имеется также положительная корреляция между длиной, шириной и толщиной листовых пластинок, но это еще нуждается в дополнительном подтверждении.

Сравнительный морфологический анализ исходного (экспедиционные сборы 1971 г.) и производного (выращенного на опытном участке в ботаническом саду в 1972 г.) материалов позволил обнаружить у второго общее увеличение размеров вегетативных и генеративных органов, а также числа колосков и цветков в колосьях изучаемых образцов.

Такие признаки, как размеры ушек, длина остей колосковых и цветковых чешуй, не претерпели изменений. Остались без изменения также все качественные признаки: опушение стебля под соцветием, опушение листьев и оси колоса, опушение листовых сочленений, окраска растений, окраска остей.

Проведен сравнительный анализ морфологической изменчивости клонов *E. repens*, выращенных в различных условиях обитания (на указанных четырех стационарах в Подмосковье, Харькове, Аскании Нова, Карпатах). Анализ количественных и качественных признаков показал, что все образцы в разных условиях выращивания сохранили свои основные морфологические признаки, что свидетельствует об относительной их устойчивости.

На основе проведенного синхронного изучения фаз индивидуального развития клонового материала на стационарах установлено, что основные различия между клонами одного происхождения проявились в темпах развития образцов. Как и следовало ожидать, наиболее медленно развивались образцы в высокогорных условиях Карпат, а быстро — в Аскании Нова.

Сроки и суточный период цветения

Как уже отмечалось, антэкологическое изучение образцов *E. repens* проводили в 1972 и 1973 гг. на опытном участке в Харьковском ботаническом саду, а клоновый материал исследовали в 1974 и 1975 гг. на четырех стационарах (подмосковном, харьковском, асканийском и карпатском). В 1972 г. полному

или частичному антэкологическому изучению были подвергнуты 16 образцов, в 1973 г. повторно изучали 8 из них.

Сведения о сроках и суточном периоде цветения, показателях температуры и относительной влажности воздуха в 1972 и 1973 гг. приведены в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Антэкологические особенности образцов *Elytrigia repens* по наблюдениям в 1972 и 1973 гг. (опытный участок в Харькове)

№ образца	Сроки цветения (начало и конец)	Суточный период цветения, ч	Температура, °С	Относительная влажность воздуха, %
501	8 VI—25 VII	15.30—19.15	20—31.5	41—62
504	6 VI—15 VII / 13 VI—6 VIII	15.40—18.55 / 14.50—17.50	— / 19.5—33	— / 42—76
507	3 VI—29 VI	14.20—17.30	—	—
509	3 VI—21 VII / 7 VII—23 VII	15.15—18.00 / 14.50—18.00	21.5—29.5 / 22.5—32.5	34—75 / 47—65
510	3 VI—25 VI / 10 VI—7 VII	15.35—18.10 / 15.45—18.05	25—30 / 26—27.5	43—64 / 56—62
517	3 VI—17 VI	15.25—18.30	25—34.5	38—65
525	7 VI—14 VII	15.30—18.10	25—30	54—76
528	9 VI—3 VIII	15.40—19.05	29—34.5	38—63
529	7 VI—20 VI / 13 VI—21 VII	15.25—18.15 / 15.10—18.05	25—30.5 / 20—33.5	49—68 / 42—61
534	9 VI—22 VII	15.20—18.45	25—32.5	40—65
553	9 VI—25 VI / 13 VI—25 VII	15.40—19.05 / 15.00—18.05	23.5—32.5 / 20—33	38—64 / 37—76
556	12 VI—17 VII / 22 VI—16 VII	15.40—19.10 / 15.10—18.05	25—34.5 / 22.5—24	38—67 / 60—71
570	8 VI—24 VII	14.30—18.50	23.5—30.5	58—69
595	10 VI—17 VII / 9 VI—31 VII	15.30—19.15 / 15.15—18.20	25—35 / 23.5—29	38—64 / 34—76
601	13 VI—22 VII	15.40—19.00	—	—
609	10 VI—20 VII / 16 VI—31 VII	15.45—18.40 / 15.20—17.50	— / —	— / —

Примечание. Цифры под чертой относятся к наблюдениям 1973 года. Прочерки в графах указывают на отсутствие данных.

Как видно из таблицы, суточный период цветения изученных образцов практически одинаков. Он протекает в интервале 14—18 (19) ч при температуре 19.5—35° С и относительной влажности воздуха 34—76%. Небольшие отклонения в ту или иную сторону в суточном периоде цветения несущественны и связаны с погодными условиями.

Сходный суточный период цветения *E. repens* указывают для Зауралья А. Н. Пономарев (1966), для Забайкалья — М. Б. Русакова (1970), для Хакасии — М. Б. Гузик (1979), для Молдавии — В. Г. Грати (1969). Согласно данным первых трех авторов, цветение в течение суток начинается около 16 и может продолжаться до 20 ч в виде одного, двух или нескольких взрывов цветения. П. Чопанов (1977), наблюдавший цветение злаков в Ашхабаде и его окрестностях, устанавливает для *E. repens* суточный период цветения с 15.30—16 до 23 ч.

Значительное сходство наблюдали и в отношении сроков начала цветения отдельных образцов в течение одного сезона, хотя продолжительность цветения могла быть более или менее различной. В 1972 г. начало цветения за очень редкими исключениями приходилось на первую декаду июня и продолжалось

от 14 до 56 сут. В 1973 г. в связи с менее благоприятными погодными условиями весны цветение образцов пырея ползучего на участке в среднем началось на неделю позже по сравнению с предыдущим годом.

Какой-либо связи между сроками начала и конца цветения отдельных образцов и географическим происхождением исходного материала установить не удалось.

Не обнаружена также связь между географическим происхождением образцов и продолжительностью их цветения. Так, например, из асканийских образцов в 1972 г. на опытном участке в Харькове два цвели в течение 48 (№ 501) и 49 (№ 509) дней, а два других — в течение 27 (№ 507) и 23 дней (№ 510) (табл. 1). Из «Хомутовской степи» обр. № 528 цвел 56 дней, а обр. № 529 — только 14. Вероятно, эта разница в продолжительности цветения в сезоне отдельных образцов пырея ползучего связана с какими-то внутренними (генетическими) причинами.

Характер цветения у всех изученных образцов одинаковый. Цветение порционное или взрывчатое, интервалы между «порциями» от (2) 3 до 10 мин (иногда до 2 ч). Цветение начинается в средней части колоса и далее распространяется вверх и вниз. В колосках первыми раскрываются нижние цветки, за ними последовательно — сидящие выше на оси колоска. Цветки раскрываются довольно быстро. От появления заметной щели между цветковыми чешуями до полного раскрывания цветка и перехода к пылению обычно проходит 1.5—3 (5) мин. Из раскрывавшихся цветков выбрасываются пыльники, повисающие на длинных тычиночных нитях. Одновременно из цветков выдвигаются рыльца. Цветок остается открытым от 1 до 1.5 (3) ч, а потом постепенно закрывается. Общая продолжительность цветения отдельных цветков (до полного смыкания цветковых чешуй) составляет 2—4 ч. После смыкания цветковых чешуй рыльца обычно остаются снаружи и, видимо, еще некоторое время способны воспринимать пыльцу, так как сохраняют свежий вид в течение 2—3 дней. Цветение отдельного колоса продолжается от 4 до 12 дней.

Сравнительное изучение сроков и суточных периодов цветения шести расклонированных образцов на стационарах в 1974 и 1975 гг. показало следующие результаты (табл. 2).

Сроки начала цветения клонов одного и того же образца на разных стационарах оказались различными. Они соответствовали зонально-климатическим особенностям районов, где расположены стационары. На равнинных стационарах раньше всех зацветали клоны в Аскании Нова, позднее — в Харькове и еще позже — в Подмосковье. В 1974 г. интервал в сроках зацветания между асканийскими и подмосковными клонами составил 18—26 дней. В 1975 г. в связи с высокими температурами и значительной сухостью вегетационного сезона в европейской части СССР этот интервал составил всего лишь 3—13 дней. В этом году на карпатском стационаре цветение проходило во второй половине июля, в то время как в предыдущем 1974 г. оно у всех клонов начиналось не ранее 4 августа. Наряду с указанными различиями в сроках зацветания клонов одного и того же образца на разных стационарах существенная разница в сроках зацветания между разными образцами в пределах одного стационара не наблюдалась. Все это свидетельствует о том, что сроки начала и конца цветения подопытных образцов не являются строго фиксированными, определяются погодными условиями и варьируют у вида в широких пределах.

Иную картину дает нам суточный период цветения опытных образцов. Как видно из табл. 2, на всех стационарах за исключением подмосковного (по наблюдениям в 1974 г., ритмы цветения оказались практически тождественными, сходными с теми, которые наблюдались у этих же образцов, как и у всех других образцов в предшествующие годы (1972, 1973) в условиях Харькова — табл. 1).

В 1974 г. цветение на всех стационарах начиналось между 14.00 и 15.45, а заканчивалось между 15.30 и 20.00 ч. Более длительный суточный период цветения (до 20 ч) по сравнению с наблюдениями в 1972 и 1973 гг. на опытном участке в Харькове имел место лишь на карпатском и асканийском стационарах. В 1975 г. (очень жаркое и сухое лето) суточное цветение, продолжавшееся до 20 ч, ни на одном стационаре не наблюдалось. Лишь небольшое смещение

ТАБЛИЦА 2

Сроки и суточный период цветения образцов *Elytrigia repens* на стационарах в 1974 и 1975 гг.

№ образца	Стационары	Сроки цветения		Суточный период цветения, ч		Температура, °С		Относительная влажность воздуха, %	
		1974	1975	1974	1975	1974	1975	1974	1975
504	Подмосковный	4 VII—15 VII	16 VI—26 VI	12.30—14.45	15.30—16.30	21.0—29.5	18.5—25.0	51—61	52—50
	Харьковский	27 VI—1 VII	10 VI—11 VI	14.15—17.20	15.30—17.00	24.0—27.0	26.0—30.0	37—60	47—55
	Асканийский	16 VI—27 VI		14.45—18.20		20.5—35.0		46—77	
	Карпатский	11 VIII—19 VIII	15 VII—25 VII	14.45—20.00	14.45—18.30	14.5—21.5	17.5—23.5	75—76	56—90
509	Подмосковный	4 VII—15 VII	14 VI—25 VI	12.30—14.45	14.00—17.05	21.0—29.5	21.0—25.0	51—61	46—65
	Харьковский	24 VI—1 VII	6 VI—11 VI	14.30—17.20	15.15—18.10	21.0—27.0	25.0—33.0	43—65	38—61
	Асканийский	13 VI—22 VI		14.40—18.45		20.5—32.0		52—77	
	Карпатский	4 VIII—18 VIII	15 VII—23 VII	14.30—17.00	14.45—18.30	15.5—25.0	17.0—22.0	71—74	62—90
510	Подмосковный	8 VII—12 VII	14 VI—24 VI	12.30—15.05	14.00—16.30	27.0—30.5	21.0—25.0	61—62	46—65
	Харьковский	22 VI—30 VI	10 VI—14 VI	14.00—16.10	15.30—17.00	21.0—28.0	23.0—30.0	37—65	30—55
	Асканийский	13 VI—24 VI		14.35—18.45		20.5—35.0		47—77	
	Карпатский	4 VIII—16 VIII	14 VII—25 VII	15.00—16.00	15.00—18.00	15.5—21.5	17.5—22.0	74—75	62—73
529	Подмосковный	8 VII—15 VII	16 VI—26 VI	12.30—14.45	14.00—16.30	23.0—30.5	20.0—24.0	57—72	46—64
	Харьковский	22 VI—1 VII	6 VI—10 VI	14.30—16.10	14.15—17.40	21.0—28.0	29.0—33.0	37—60	38—52
	Асканийский	16 VI—24 VI	4 VI—6 VI	15.05—18.20	14.45—16.50	21.0—36.0	30.0—32.0	44—71	60—65
	Карпатский	11 VIII—20 VIII	15 VII—25 VII	15.45—18.00	14.45—18.00	20.0—23.5	17.5—22.0	71—75	62—73
553	Подмосковный	8 VII—15 VII	14 VI—25 VI	12.30—14.45	14.00—16.45	23.0—30.5	20.0—25.0	51—72	52—62
	Харьковский	27 VI—1 VII	11 VI—13 VI	14.30—15.30	16.00—17.00	24.0—27.0	24.0—26.0	37—60	33—55
	Асканийкий	16 VI—24 VI	5 VI—6 VI	14.45—19.00	16.20—16.50	24.0—30.0	25.5—30.0	42—66	65—80
	Карпатский	5 VIII—17 VIII	14 VII—25 VII	15.00—16.00	15.00—18.00	21.0—25.0	17.5—22.0	68—?	62—73
595	Подмосковный	8 VII—15 VII	18 VI—26 VI	12.30—15.00	16.00—17.40	26.5—30.0	18.5—23.0	51—62	52—60
	Харьковский	22 VI—30 VI	13 VI—18 VI	14.10—17.30	15.30—18.40	24.0—28.0	25.0—33.0	43—62	42—43
	Асканийский	19 VI—27 VI	5 VI—19 VI	15.10—20.00	14.40—19.00	24.5—36.0	22.0—34.0	40—75	45—92
	Карпатский	11 VIII—19 VIII	15 VII—25 VII	15.45—18.45	15.00—18.30	15.5—23.5	17.0—23.0	?—74	63—68

Примечание. В 1975 г. на асканийском стационаре ввиду жаркой и сухой погоды у образцов №№ 504, 509 и 510 цветения не было.

суточного цветения из-за высокой температуры воздуха на более поздние часы наблюдалось у некоторых образцов в Харькове и Аскании Нова.

Анализ данных табл. 2 свидетельствует о том, что суточный период цветения у всех изученных образцов пырея ползучего оказался практически тождественным, что подтверждает положение о достаточной устойчивости этого биологического признака вида в целом. Такому положению противоречат лишь данные наблюдений 1974 г. на подмосковном стационаре, когда у всех расклонированных образцов суточный ритм цветения оказался сдвинутым на более ранние послеполуденные часы (12.30—15.00). Однако более раннее раскрывание цветков в суточном периоде цветения наблюдалось лишь в начале и в конце цветения соцветия. В разгар цветения максимальное число раскрывшихся цветков (взрыв цветения) приходился на период между 14.00 и 15.00 ч. В 1975 г. образцы на московском стационаре возвратились к своему обычному суточному периоду цветения.

Проведенные наблюдения на стационарах показали, что характер цветения (порционное или взрывчатое), как и порядок раскрывания цветков и цветение колоса, наблюдавшиеся в предшествующие годы в Харькове, сохранились без изменений.

Кариологические данные

Кариология пырея ползучего неоднократно изучалась многими исследователями на материале из разных мест его обитания. В большинстве работ для него приводится хромосомное число 2n=42 (Peto, 1929, 1930; Вакар, 1935; Simonet, 1935; Polya, 1948; Cauderon, 1962; Bowden, 1965; Грати, Чеботарь, 1971), но имеются указания на наличие форм с 2n=28 (Singh, 1964). Некоторые авторы приводят для этого вида два хромосомных числа — 2n=28 и 42 (Авдулов, 1931; Heiser, Whitaker, 1948; Соколовская, Стрелкова, 1948; Jones, 1957). Японские цитологи указывают также формы с 2n=56 (Sakamoto, Muramatsu, 1963).

Кариологическая часть нашего комплексного изучения *E. repens* была выполнена О. А. Петровой (1975), и основные результаты ее исследований опубликованы. Кариологически она исследовала 33 образца пырея ползучего, собранные в различных районах Украины и Молдавии. Среди общего числа изученных образцов только у двух обнаружено анеуплоидное число хромосом 2n=40 (№№ 528 и 534 из «Хомутовской степи»). У всех остальных число хромосом оказалось 2n=42.

По мнению Петровой, отсутствие изменчивости хромосомных чисел у исследованных образцов показывает, что полиморфизм пырея ползучего, по всей вероятности, обусловлен рекомбинацией генного состава и, возможно, мутационным процессом.

Исследование процесса микроспорогенеза у этого вида показало, что он протекает в основном нормально, лишь иногда могут наблюдаться небольшие аномалии.

Семенное размножение *E. repens*

Как известно, пырей ползучий интенсивно размножается вегетативным путем при помощи длинных ползучих корневищ. В связи с этим интересно было выяснить, какое место в его биологии занимает семенное размножение.

В литературе имеются сведения о его относительно низкой семенной продуктивности. В известной сводке по кормовым растениям СССР (Ларин и др., 1950) указывается, что колос пырея ползучего в среднем несет 15—20 колосков, каждый из которых содержит по 5—7 плодущих цветков. Это должно давать 75—100 семян на одно соцветие. Однако часто большое число цветков остаются неоплодотворенными, поэтому пырей ползучий редко дает урожай семян более 1 ц/га.

На семенном материале пырея ползучего харьковской репродукции 1973 г. с подопытных образцов №№ 504, 509, 510, 529, 553, 595 (позднее изучавшихся на четырех стационарах) определяли семенную продуктивность и жизнеспособность зерновок. На десяти колосьях каждого образца подсчитывали общее

число цветков и завязавшихся в них зерновок. Таким путем устанавливался процент фертильности изучаемых образцов.

Отобранные зерновки проверяли на всхожесть и энергию прорастания. Для проращивания брали по 150 зерновок от каждого образца. Проращивание проводили в чашках Петри в лабораторных условиях при рассеянном дневном освещении. Определяли энергию прорастания, т. е. процент зерновок, проросших за то время (в данном случае 5 дней), в течение которого нормально развитые семена данного вида прорастают в максимальном количестве. Всхожесть, т. е. общее число нормально проросших зерновок (%), определялась в течение 14 дней после посева в чашки Петри.

Проведенные исследования показали, что средний процент фертильности исследованных образцов оказался довольно низким — 29.86%. Амплитуда колебания этого показателя у исследованных образцов не очень велика (36.57—22.26%). Средняя энергия прорастания составила 45.11, средняя всхожесть — 65.55% (Прокудин, Тверетинова, 1977). Из приведенных данных видно, что семенное воспроизведение у *E. repens* по сравнению с интенсивным вегетативным размножением значительно ослаблено.

Анализ результатов комплексного биосистематического изучения *E. repens* дает основание констатировать следующее:

1. Морфологическое разнообразие этого вида не связано с конкретными условиями произрастания. В природе нередко наблюдается совместное произрастание различных форм, т. е. групп особей, различающихся по морфологическим признакам. Между этими формами в пределах одного местообитания, как правило, отсутствуют переходы. При переносе образцов в иные условия основные морфологические признаки этих форм сохраняются.
2. У разных форм наблюдается сходная суточная ритмика цветения.
3. У разных форм имеется одинаковое число хромосом (2n=42).
4. В пределах вида отмечены низкая семенная продуктивность, энергия прорастания и всхожесть зерновок.
5. При низкой семенной продуктивности интенсивное вегетативное размножение корневищами способствует сохранению, закреплению и расселению форм пырея ползучего, возникших гибридным путем или в результате соматической рекомбинации.

На основе этих положений можно сделать заключение, что наблюдающийся полиморфизм *E. repens* по своему характеру не отражает начальных этапов дивергенции, тем более процессов микроэволюции, ведущих к дифференциации вида, к расчленению его на отдельные таксоны подвидового или видового ранга.

В таком случае, что же представляет собой этот полиморфный вид, какова природа его очень большого полиморфизма?

На основе совокупности всех полученных данных можно высказать предположение, что пырей ползучий представляет собой продукт объединения нескольких или многих видов, которые в прошлом, вероятно, были хорошо обособлены и в морфологическом, и в эколого-географическом отношениях. Сходная суточная ритмика цветения способствовала интенсивным процессам гибридизации между ними, обусловившим очень большую комбинаторику признаков, снижение четкости морфологических контуров исходных видов и семенной продуктивности гибридных форм и связанный с этим переход к интенсивному размножению при помощи корневищ. Следствием этих процессов явилось то, что в местах произрастания пырея ползучего представлены нередко не одна, а несколько форм, различающихся по комбинации признаков и не связанных друг с другом переходами. Развитие сельскохозяйственной культуры способствовало широкому распространению этих корневищных форм (как сорняков) в умеренных широтах обоих полушарий земного шара.

Эти выводы в общем согласуются с взглядами Н. Н. Цвелева (1979), который считает *E. repens* относительно молодым (плейстоцен-голоценового происхождения) гибридогенным видом. Он полагает, что повышенная индивидуальная и популяционная изменчивость таких видов, как правило, является следствием перекомбинации генов, полученных от родительских видов, а не результатом воздействия среды обитания.

Таким образом, вся совокупность полученных данных свидетельствует о том, что описываемые у *E. repens* и приводимые во «Флорах» и других флористических сводках многочисленные разновидности и формы этого вида не имеют таксономического значения, ибо число возможных комбинаций признаков у этого высокогетерозиготного вида в связи с большим числом хромосом (2n=42) может быть огромным.

К сказанному хотелось бы добавить следующее. В эволюции рода *Elytrigia* в целом (как и других родов злаков), в формировании его видов и видовых групп (рядов, секций) большую роль играли и продолжают играть гибридизационные процессы. На это неоднократно обращали внимание Н. Н. Цвелев (1972, 1976 и др.) и другие авторы (Петрова, 1975, 1977; Прокудин, 1977, 1978). К сожалению, это бесспорное положение полностью игнорирует в своей статье, посвященной критическому анализу видов рода *Elytrigia*, О. Н. Дубовик (1977), работа которой выполнена в классическом морфолого-географическом стиле и является крайним проявлением монотипической концепции вида. Оперируя такими весьма неустойчивыми признаками, как характер трихом на стеблях, влагалищах и листовых пластинках, а также размерами отдельных частей растения, автор не только восстанавливает все выделенные ранее украинскими ботаниками виды пырея, но и описывает два новых вида из родства *E. stipifolia* (Czern. ex Nevski) Nevski (*E. ninae* Dubovik и *E. kotovii* Dubovik). Исходя из своих теоретических представлений Дубовик относит к древним, находящимся в реликтовом состоянии видам *E.* ×*mucronata* (Opiz ex Bercht.) Prokud. и *E.* ×*tesquicola* (Prokud.) Prokud. ex Klok., гибридная природа которых полностью доказана (Прокудін, Друлева, 1971, 1972). И в том, и в другом случаях одним из родительских видов этих двух гибридов был *E. repens*, снабдивший свое потомство остевидно-заостренными или короткоостистыми нижними цветковыми чешуями.

На современном уровне развития науки довольствоваться классическим морфолого-географическим методом при решении таксономических вопросов явно недостаточно. Свидетельством этому является упомянутая статья Дубовик. Современная макро- и микросистематика требует комплексного применения различных методов исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Авдулов Н. П. (1931). Карио-систематическое исследование семейства злаков. Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Приложение, 44. — Вакар Б. А. (1935). Цитология пшенично-пырейных гибридов. Омск, Омск. обл. изд. — Вовк А. Г. (1977а). Анатомическая структура листа видов лисохвоста (*Alopecurus* L.) флоры Украины. Вестн. Харьков. унив., 158. — Вовк А. Г. (1977б). Про кореляцію анатомічної будови листка перлівок (*Melica* L.) флоры УРСР з їх екологією. В кн.: VI з'їзд Україн. бот. тов. Київ, Наукова думка. — Грати В. Г. (1969). Биология цветения некоторых видов пырея, произрастающих в Молдавии. Изв. АН МолдССР, сер. биол. и хим. наук, 3. — Грати В. Г., Чеботарь А. А. (1971). Исследование кариотипов пырея, произрастающего в Молдавии. Цито-эмбриологическое исследование злаковых Молдавии. Кишинев. — Гузик М. Б. (1979). Экология и суточный ритм цветения и опыления степных злаков Хакасии. II. Послеполуденные, дневные и вечерние злаки. В кн.: Экология опыления. Пермь, Изд. Пермск. гос. унив. — Дубовик О. Н. (1977). Новые материалы к изучению рода *Elytrigia* Desv. Нов. сист. высш. и низш. раст. Киев.— Ермоленко Е. Д. (1977). Про мінливість морфолого-анатомічних ознак у костриці східної (*Festuca orientalis* Kern.). В кн.: VI з'їзд Україн. бот. тов. Київ, Наукова думка. — Калениченко М. Г. (1977а). О зерновках некоторых видов тонконога (*Koeleria* Pers.). Вестн. Харьков. унив., 158. — Калениченко М. Г. (1977б). Про поліморфізм кипцю стрункого (*Koeleria cristata* (L.) Pers.). В кн.: VI з'їзд Україн. бот. тов. Київ, Наукова думка. — Калениченко М. Г. (1979). Об украинских тонконогах из группы *Koeleria cristata* s. lat. Вестн. Харьков. унив., 189. — Ларин И. В., Агабабян Ш. М., Работнов Т. А., Любская А. Ф., Ларина В. К., Касименко М. А., Говорухин В. С., Зафрен С. Я. (1950). Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР, 1. М.; Л., Изд. сельскохоз. лит. — Петрова О. А. (1975). О полиморфизме пырея ползучего *Elytrigia repens* (L.) Desv. и его хромосомном числе. Цитология и генетика, 9, 2. — Петрова О. А. (1977). О новом гибриде в роде *Elytrigia* Desv. Вестн. Харьков. унив., 158. — Пономарев А. Н. (1966). Некоторые приспособления злаков к опылению ветром. Бот. ж., 51, 1. — Прокудін Ю. Н. (1977). Про поліморфізм пирію повзучого *Elytrigia repens* (L.) Desv. В кн.: VI з'їзд Україн. бот. тов. Київ, Наукова думка. — Прокудин Ю. Н. (1978). Опыт комплексного изучения вида и внутривидовых подразделений на примере *Elytrigia repens* (L.) Nevski. VI делегатский съезд ВБО. Кишинев. Тез. докл. — Прокудін Ю. М., Вер-

ниченко Ю. В. (1977). Родина Злакові — *Poaceae*. В кн.: Визначник рослин українських Карпат. Київ, Наукова думка. — Прокудин Ю. Н., Вовк А. Г., Петрова О. А., Ермоленко Е. Д., Верниченко Ю. В. (1977). Злаки Украины. Киев, Наукова думка. — Прокудін Ю. Н., Друльева И. В. (1971). Про гібридну природу пирію загостренного (*Elytrigia mucronata* (Opiz) Prokud.). Укр. бот. ж., 28, 6. — Прокудин Ю. Н., Друлева И. В. (1972). О гибридной природе пырея степного (*Elytrigia tesquicola* Prokud.). Бот. ж., 57, 5. — Прокудін Ю. М., Калениченко М. Г., Каут Н. П. (1979). Цвітіння видів *Helictotrichon* Bess и *Briza* L. Укр. бот. ж., 35, 6. — Прокудин Ю. Н., Тверетинова В. В. (1977). К вопросу о семенном размножении пырея ползучего. Вестн. Харьков. унив., 158. — Русакова М. Б. (1970). Суточный ритм цветения и опыления злаков степей юго-восточного Забайкалья. Докл. Инст. географии Сибири и Дальнего Востока СО АН СССР, 25. Иркутск. — Соколовская А. П., Стрелкова О. С. (1948). Географическое распределение полиплоидов. II. Исследование флоры Алтая. Уч. зап. пед. инст. им. Герцена, 66. — Тверетінова В. В. (1977). Рід костриця (*Festuca* L.) флоры України. В кн.: VI з'їзд Україн. бот. тов. Київ, Наукова думка. — Цвелев Н. Н. (1972). О значении гибридизационных процессов в эволюции злаков (*Poaceae*). В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л., Наука. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР, Л., Наука. — Цвелев Н. Н. (1979). О некоторых видах *Koeleria* Pers. и происхождении *Koeleria grandis* Bess. ex Gorski (*Poaceae*). Бот. ж., 64, 7.— Чопанов П. (1977). К цветению злаков Туркмении. Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 6. — Bowden W. M. (1965). Cytotaxonomy of the species and interspecific hybrids of the genus *Agropyron* in Canada and neighboring areas. Canad. J. Bot., 43, 11. — Cauderon Y. (1962). Etude cytogenetique du genre *Agropyrum*. Rev. Cytol. et Biol. Veg., 25, 3—4. — Heiser C. B., Whitaker T. W. (1948). Chromosome number, polyploidy and growth habit in California weeds. Amer. J. Bot., 35, 3. — Jones K. (1957). Some aspects of plant variation: the grasses. In: Progress in the study of the British flora. Being the Report of the Conference held in the Botanical Society of the British Isles. Ed. by J. E. Lousley. London, Bot. Soc. British Isles. — Peto F. H. (1929). Chromosome numbers in the Agropyrons. Nature (London), 124. — Peto F. H. (1930). Cytological studies in the genus *Agropyron*. Canad. J. Res., 3, 5. — Polya L. (1948). Chromosome numbers of certain alkali plants. Arch. Biol. Hungarica, 18.— Sakamoto S., Muramatsu M. (1963). Chromosome number of *Gramineae* species collected in Pakistan, Afghanistan and Iran. Ann. Rept. Nat. Inst. Gen. Japan (1962), 13. — Simonet M. (1935). Contribution à l'etude cytologique et genetique de quelques *Agropyrum*. Compt. Rend. Acad. Sci. (Paris), 201, 24.— Singh D. N. (1964). Cytological studies in the *Gramineae*. III. Sci. and Cult., 30, 8.

Харьковский государственный
университет.

Получено 23 IX 1980.

SUMMARY

In nature and the test plots of Kharkov, near Moscow, in Askania Nova, and in the Carpathians 33 populations of *Elytrigia repens* have been studied from the point of view of their morphology, the terms and diurnal rhythms of flowering, chromosome number and seed productivity. Chromosome number 2n=42, diurnal flowering during 14—18 (20) hours, low seed productivity and germinative capacity, and stability of the main morphological characters under changing conditions is similar for all the samples. *E. repens* is of a hybrid origin. It high polymorphism is connected with the high heterozygosis of the species, and its numerous «forms» and «varieties» described by various authors have no taxonomic significance.

УДК 581.84 : 582.542.1

М. Ф. Данилова, Е. М. Сердюк

ЗАКЛАДКА БОКОВЫХ КОРНЕЙ У *HORDEUM VULGARE (POACEAE)* (ДАННЫЕ ЭЛЕКТРОННОЙ МИКРОСКОПИИ)

M. F. DANILOVA, E. M. SERDYUK. FORMATION OF THE LATERAL ROOTS IN *HORDEUM VULGARE (POACEAE)* (THE DATA OF ELECTRON MICROSCOPY)

Первые деления, ведущие к образованию зачатка бокового корня, происходят в перицикле и эндодерме на расстоянии около 1 см от кончика корня. В этой зоне полностью дифференцированы только проводящие элементы протофлоэмы и протоксилемы. Эндодерма находится на I стадии развития, т. е. она имеет на радиальных и поперечных стенках пояски Каспари. Из эндодермы формируется «эпидерма» бугорка. Клетки эмбриональной «эпидермы» связаны плазмодесмами с соседними производными перицикла, входящими в состав бугорка. Обсуждаются ранние изменения в окружающих зачаток клетках первичной коры.

При изучении закладки боковых корней обычно выделяют следующие вопросы: 1) какие ткани материнского корня принимают участие в формировании зачатков боковых корней; 2) на каком уровне материнского корня начинается закладка бугорков, 3) каково состояние тканей материнского корня перед началом клеточных делений, ведущих к образованию боковых ответвлений.

Согласно Rh. van Tieghem и H. Douliot (1888), меристема бокового корня создается целиком из перицикла. Работы K. Esau (1940) на *Daucus carota*, а также H. Heydel и H. von Guttenberg (1957) на ряде видов лилейных в сущности подтвердили данные van Tieghem и Douliot, показав, однако, что на первых этапах развития бокового корня эндодерма также участвует в формировании зачатка. Она образует кармашек, который затем слущивается, замещаясь корневым чехликом, полностью происходящим из перицикла.

Это представление, разработанное крупнейшими анатомами, вошло во все учебники по анатомии растений, однако время от времени появляются работы, возрождающие неоднократно опровергавшуюся точку зрения E. J. Yanczewski (1874) о том, что эндодерма принимает участие в формировании меристемы бокового корня, давая начало калиптрогену и другим слоям меристемы (Hufford, 1938; Whiting, 1938; Popham, 1955; Bell, McCully, 1970; Karas, McCully, 1973). Эти разногласия можно было бы объяснить варьированием способов закладки боковых корней в разных таксонах, если бы в некоторых случаях противоречивые суждения не высказывались по отношению к одному и тому же виду. Так, согласно H. Guttenberg (1968), у кукурузы настоящий корневой чехлик и временный «кармашек» имеют разное происхождение, в то время как, по данным M. McCully с соавторами (Bell, McCully, 1970; Karas, McCully, 1973), эндодерма дает начало корневому чехлику и временного «кармашка» не образует.

Известно далее, что у большинства видов боковые корни закладываются на некотором расстоянии от меристемы, в зоне относительно малодифференцированных тканей. Однако мнения исследователей о степени дифференцированности тех тканей, которые вовлекаются в процесс формирования зачатков боковых корней, значительно расходятся даже в том случае, когда речь идет об одном и том же виде или близких видах растений. Так, согласно J. Sutherland и M. McCully (1976), закладка боковых корней у *Zea mays* происходит в той зоне материнского корня, которая характеризуется признаками далеко продвинувшейся дифференциации клеток в перицикле и эндодерме. В клетках

перицикла развиваются вторичные лигнифицированные утолщения оболочек, а эндодерма находится в состоянии III, т. е., кроме поясков Каспари и суберинизированных ламелл, на внутренней поверхности клеточных оболочек присутствуют еще вторичные лигнифицированные слои. В противоположность этим данным I. B. Ferguson и D. T. Clarkson (1975) показали, что у того же вида в зоне закладки боковых корней не все клетки эндодермы находятся даже в состоянии II, т. е. прошли стадию отложения субериновых ламелл. H. Bonnett (1969) у *Convolvulus arvensis* также не обнаружил лигнификации и суберинизации клеточных оболочек в тканях, принимающих участие в формировании бугорков боковых корней.

Наличие существенных разногласий в оценке состояния тканей материнского корня, участвующих в закладке боковых корней, определяет необходимость дальнейших исследований. В предлагаемой работе приводятся данные электронномикроскопического изучения самых ранних стадий закладки боковых корней у ячменя.

Материал и методика

Отрезки корней 4—6 мм длиной 6-дневных проростков *Hordeum vulgare* L. фиксировали под вакуумом 2%-м раствором глутаральдегида (фосфатный буфер, pH 6.8—7.0), затем 2%-й четырехокисью осмия. Материал обезвоживали спиртом и ацетоном и заключали в эпон-812.

Срезы изготавливали на ультратоме LKB-III и контрастировали уранилацетатом (5 мин) и цитратом свинца (15 мин). Наблюдения и микрофотографирование производили с помощью электронных микроскопов Tesla BS-500 и JEM-7A.

Результаты исследования

В центральном цилиндре корня ячменя обыкновенного формируются семь расположенных по периферии групп ксилемных элементов и соответственно семь групп элементов флоэмы. В центре корня дифференцируется крупный сосуд метаксилемы. Протоксилемные элементы развиваются в перицикле, прерывая его, и граничат наружной тангенциальной стенкой с клетками эндодермы, а внутренней — с сосудом метаксилемы.

Первые деления в перицикле и эндодерме, ведущие к образованию зачатка бокового корня (рис. 1; рис. 2, *A* — см. вклейку), происходят на расстоянии около 1 см от кончика корня. Этот уровень корня характеризуется завершением дифференциации протоксилемных элементов (рис. 2, *B*), метаксилемные трахеальные элементы — как периферические, так и центральный сосуд — находятся в стадии дифференциации (рис. 2, *Б*).

Периферический сосуд метаксилемы представляет собой на этой стадии развития крупную клетку с центральной вакуолью, занимающей бо́льшую часть клеточного объема. Тонкий слой цитоплазмы содержит, однако, еще довольно много активных органелл (рис. 2, *Б*), среди них особенно хорошо развит аппарат Гольджи. Диктиосомы многочисленны и отчленяют большое число мелких пузырьков с плотным центром. Вторичные клеточные оболочки в периферическом сосуде достигли на этой стадии значительной толщины и прерываются порами, в члениках центрального сосуда вторичные утолщения не столь массивны.

В состав каждой флоэмной группы входят два ситовидных элемента (прото- и метафлоэма) и разделяющие их два спутника. Протофлоэмный ситовидный элемент снаружи имеет общие стенки с клетками перицикла, а метафлоэмный элемент, кроме спутников, граничит еще с паренхимными клетками центрального цилиндра, которые в свою очередь соседствуют или с трахеальными элементами, или с другими клетками стелярной паренхимы. Ситовидный элемент протофлоэмы к моменту закладки бокового корня полностью дифференцирован (рис. 1), в то время как ситовидный элемент метафлоэмы проходит стадию дифференциации. В нем сформирована центральная вакуоль, но слой цитоплазмы еще достаточно широк и содержит много органелл. Клетки-спутники слабо вакуолизированы, обладают плотной цитоплазмой. Структура и количественное соотношение органелл свидетельствуют о высокой активности этих клеток.

Рис. 1. Общий вид зачатка бокового корня *Hordeum vulgare* на стадии первых клеточных делений.

В перицикле наблюдаются периклинальные и косые деления, в эндодерме — только антиклинальные деления.
пкс — протоксилема, *мкс* — метаксилема, *пц* — перицикл, *э* — эндодерма, *к* — первичная кора, *пфл* — протофлоэма, *сп* — клетка-спутник, *кп* — ксилемная паренхима, *пк* — поясок Каспари.

Клетки стелярной паренхимы, лежащие между ксилемными и флоэмными группами, слабо вакуолизированы и содержат плотную цитоплазму с большим числом свободных рибосом.

Клетки перицикла достигли определенной ступени дифференциации, о чем свидетельствует присутствие в них, как и в клетках соседней эндодермы, центральных вакуолей. Однако вакуоли занимают относительно небольшой объем по сравнению с клетками той же ткани на более высоких уровнях корня, а цитоплазма содержит много свободных рибосом. По этим признакам можно судить о слабой продвинутости перицикла по пути дифференциации. То же можно сказать и об эндодерме, находящейся на I стадии дифференциации. При наличии центральных вакуолей объем активной цитоплазмы в клетках этой ткани еще достаточно велик, в гиалоплазме много свободных рибосом. Оболочки клеток эндодермы снабжены поясками Каспари (рис. 3), но не несут заметных признаков вторичных изменений, под которыми в данном случае подразумевается отложение сплошной субериновой пластинки. Что касается клеточных оболочек перицикла и первичной коры, то судя по наличию небольших углублений — пор, эти оболочки подвергались вторичным изменениям, однако признаки лигнификации не отмечаются. Клетки перицикла связаны между собой и с соседними клетками стелярной паренхимы и эндодермы плазмодесмами. Тангенциальные стенки эндодермы (на границе с перициклом и первичной корой) толще, чем радиальные.

Закладка бокового корня происходит между ксилемными группами — напротив протофлоэмы (рис. 1). В процесс деления вовлекаются клетки перицикла, расположенные между двумя протоксилемными элементами, а также клетки эндодермы, прилегающие к делящимся клеткам перицикла. Центральную часть бугорка составляют производные крупных клеток перицикла, лежащих рядом с ситовидным элементом.

Изучая продольные срезы на самых первых этапах развития зачатка (рис. 2, *А*), можно убедиться, что инициация бугорка начинается с антиклинальных поперечных (по отношению к продольной оси корня) делений клеток эндодермы и перицикла, определяющих исходное число клеток в зачатке бокового корня. По нашим подсчетам, оно составляет 50—60 клеток. Затем следуют периклинальные деления центральных клеток перицикла. Несколько позже на поперечных срезах в производных перицикла можно наблюдать также радиальные антиклинальные и косые деления. Последовательность и направление плоскостей последних обусловливают полусферическую форму бугорка.

Эндодерма на стадии первых делений перицикла образует один слой клеток — «эпидерму» бугорка. Клетки эндодермы плотно (без межклетников) прилегают к наружному слою производных перицикла (рис. 3 — см. вклейку) и связаны с ними плазмодесмами. Кроме поперечных антиклинальных делений, клетки эндодермы на ранней стадии ризогенеза претерпевают и продольные антиклинальные деления (рис. 4, *А* — см. вклейку), благодаря которым число клеток эндодермы, составляющих «эпидерму» бугорка, увеличивается, что при последующем растяжении клеток позволяет этой ткани сохранять свое

место на поверхности растущего бугорка. В эндодерме наблюдались и одиночные косые деления (рис. 4, *Б*), благодаря которым местами сформировались два слоя эндодермальных клеток. Судьбу наружных производных этих делений проследить пока не удалось. Возможно, они присоединяются к соседним клеткам первичной коры и исключаются из дальнейшего участия в ризогенезе. С переходом к делению в клетках перицикла и эндодермы резко уменьшается вакуолизация, увеличивается объем цитоплазмы, возрастают плотность матрикса цитоплазмы, насыщенность ее рибосомами. Перестройки в клеточных оболочках происходят постепенно.

По мере делений как в перицикле, так и в эндодерме увеличивается число тонких первичных стенок, возникающих на базе новых клеточных пластинок. На первых этапах развития корневого зачатка старые и новые клеточные стенки отчетливо различаются в меристематической части бугорка. Старые стенки служат ориентиром и для разграничения производных перицикла и эндодермы. Пояски Каспари в клетках эндодермы исчезают не сразу. В результате делений, происходящих в различных направлениях, пояски постепенно теряют непрерывность, поскольку на новых клеточных стенках они не формируются. В конце концов они перестают различаться на радиальных стенках. В некоторых случаях, когда имеют место косые деления, клетки с сохранившимися поясками Каспари отходят во второй слой, присоединяясь к первичной коре и исключаясь из органообразовательного процесса.

Снаружи клетки эндодермы плотно прилегают к коровой паренхиме. Межклетники на границе между этими тканями или отсутствуют, или развиты слабо и при этом заполнены плотным веществом (рис. 3). Клетки первичной коры, ближайшие к бугорку, мало отличаются от эндодермы по структуре цитоплазмы. В плотной цитоплазме много митохондрий, пластид, хорошо развиты эндоплазматический ретикулум и диктиосомы (рис. 3). Последующие слои первичной коры характеризуются более крупными клетками, расположенными очень рыхло. Слой цитоплазмы в этих клетках тонкий, и органеллы встречаются с меньшей частотой.

Очень скоро связь эндодермы с паренхимными клетками первичной коры нарушается. Тангенциальные стенки между клетками коры и эндодермы сначала сильно утолщаются, а затем расщепляются по срединной пластинке (рис. 5, *А* — см. вклейку). При дальнейшем развитии бугорка клетки ближайшего к зачатку корня слоя первичной коры теряют цитоплазму и сплющиваются (рис. 5, *Б*); их клеточные оболочки не разрушаются, а некоторое время сохраняются на поверхности растущего бугорка.

Обсуждение результатов

Приведенные выше данные не оставляют никакого сомнения в том, что в формировании зачатка бокового корня участвуют перицикл и эндодерма. В этом отношении наши данные полностью совпадают с результатами McCully с соавторами, полученными на *Zea mays* (Bell, McCully, 1970; Karas, McCully, 1973; McCully, 1975; Sutherland, McCully, 1976). В данной статье мы ограничились изложением материалов только по самым первым этапам формирования бугорка, и поэтому не обсуждаем вопроса о дальнейшей судьбе производных эндодермы. Однако следует отметить, что на этих первых стадиях эндодерма органически включает свои производные в формирующийся бугорок. Именно производные эндодермы, постепенно утрачивая все признаки дифференцированных клеток, составляют «эпидерму» зачатка корня. Эпидермальные клетки зачатка сохраняют плазмодесменные связи с наружными производными перицикла, но по мере развития бугорка с преобладанием антиклинальных делений относительное число плазмодесм между этими клетками уменьшается.

В соответствии с изложенными данными *Hordeum vulgare*, по-видимому, надо отнести к той группе растений, у которых боковые корни закладываются в зоне сравнительно мало дифференцированных тканей. Это, по общепринятому делению, зона молодых корневых волосков, характеризующаяся зрелыми трахеальными элементами протоксилемы и эндодермой, находящейся в состоя-

нии I, т. е. обладающей поясками Каспари. В этой же зоне происходит, по данным H. Bonnett (1969), закладка боковых корней у *Convolvulus arvensis*.

Расстояние от этого уровня до кончика корня у *Hordeum vulgare* составляет около 1 см. В этом отношении ячмень отличается от кукурузы, изученной рядом других авторов и особенно детально McCully с соавторами. У *Zea mays* закладка боковых корней отмечалась на расстоянии 7—9 см от кончика главного корня, в зоне, где большинство клеток полностью дифференцированы: эндодерма находится в состоянии III, оболочки клеток перицикла утолщены и частично лигнифицированы. В связи с этим у ячменя обыкновенного дедифференциация клеток, вовлеченных в процесс формирования латеральных корней, носит не столь глубокий характер, как это описано для кукурузы. Оболочки клеток не проходят таких сложных перестроек, как делигнификация и десуберинизация, которые отмечены для кукурузы (Bell, McCully, 1970; Karas, McCully, 1973). Тем не менее определенные признаки дедифференциации наблюдаются и у *Hordeum vulgare* в подготовительный период к закладке бугорков, а в особенности — в период первых делений. Эти изменения затрагивают прежде всего цитоплазму.

Еще один вопрос, на котором необходимо остановиться при обсуждении результатов работы, касается изменений в первичной коре на границе с развивающимся бугорком. Известно, что клетки первичной коры, прилегающие к развивающемуся бугорку, очень быстро деградируют, теряют протопласты и ядра и на границе с зачатком бокового корня скапливаются только клеточные оболочки потерявших содержимое клеток (Bonnett, 1969; Karas, McCully, 1973).

По нашим наблюдениям, ход этого процесса может быть представлен следующим образом: антиклинально делящиеся и разрастающиеся в периклинальном направлении клетки эндодермы утрачивают плазмодесменные связи с прилегающими к ним клетками первичной коры, так как последние ко времени закладки боковых корней уже заканчивают рост растяжением и больше не делятся. Нарушение согласованности в росте клеток и потеря цитоплазматических связей между ними влекут за собой активацию гидролитических ферментов в клеточной оболочке и распад срединной пластинки как между клетками эндодермы и коры, так и между соседними клетками коровой паренхимы. Появляются крупные межклетники, а затем — после разрушения протопластов — клетки спадаются и бугорок оказывается окруженным несколькими слоями клеточных оболочек, оставшихся от дегенерировавших слоев первичной коры. Bonnett (1969) высказал предположение, что активную роль в процессе разрушения прилегающих к зачатку бокового корня клеток первичной коры играют клетки «эпидермы» зачатка, секретирующие гидролитические ферменты. Однако J. Sutcliffe и R. Sexton (1968), продемонстрировавшие наличие β-глицерофосфатазной активности в дезинтегрированных клетках коры вокруг зачатков боковых корней, считают, что эти гидролитические ферменты не секретируются клетками зачатка, а скорее производятся самими клетками первичной коры, подвергающимися давлению и частичному повреждению со стороны растущего зачатка. Мы склонны присоединиться к последней точке зрения. Нарушение плазмодесменных связей между делящимися и растущими клетками зачатка и окружающими их клетками коры и изоляция последних являются, по-видимому, основными факторами, вызывающими изменение метаболизма коровых клеток в сторону катаболизма и активацию в них гидролитических ферментных систем.

ЛИТЕРАТУРА

Bell J. K., McCully M. E. (1970). A histological study of lateral root formation and development in *Zea mays*. Protoplasma, 70, 2. — Bonnett H. T. (1969). Cortical cell death during lateral root formation. J. Cell. Biol., 40, 1. — Esau K. (1940). Developmental anatomy of the fleshy storage organ of *Daucus carota*. Hilgardia, 13. — Ferguson I. B., Clarkson D. T. (1975). Ion transport and endodermal suberization in the roots of *Zea mays*. New Phytol., 75, 1. — Guttenberg H., von. (1968). Der primare Bau der Angiospermenwurzel. Gebrüder Borntraeger. Berlin. — Heydel H. R., Guttenberg H., von. (1957). Vergleichende Studien über die Entwicklung von primär—, seite — und sprossbürtigen Wurzeln bei enigen Liliaceen. Bot. Stud., 7. — Hufford G. N. (1938) Development and structure of the watermelon seedling. Bot. Gaz., 100. — Janczew.

ski E. (1874). Réchèrches sur le développement des radicelles dans les Phanérogames. Ann. Sci. Nat. (Paris), sér. 7, Bot., 20. — Karas I., McCully M. E. (1973). Further studies of the histology of lateral root development in *Zea mays*. Protoplasma, 77, 2. — McCully M. E. (1975). The development of lateral roots. In: Development and function of roots. Third Cabot Symposium. Acad. Press. London. — Popham R. A. (1955). Zonation of primary and lateral root apices of *Pisum sativum*. Amer. J. Bot., 42, 3. — Sutcliffe J. F., Sexton R. (1968). β-glycerophosphatase and lateral root development. Nature (London), 217. — Sutherland J., McCully M. E. (1976). A note on the structural changes in the walls of pericycle cells initiating lateral root meristems in *Zea mays*. Canad. J. Bot., 54, 17. — Tieghem Rh. van, Douliot H. (1888). Réchèrches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plants vasculaires. Ann. Sci. Nat. (Paris), sér. 9, Bot., 1. — Whiting A. (1938). Development and anatomy of primary structures in the seedling of *Cucurbita maxima*. Bot. Gaz., 99.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 III 1981.

SUMMARY

The first cell divisions, which lead to a formation of a lateral root primordium, take place in endodermis and pericycle at a distance of about 1 cm from the root tip. Here only conducting protophloem and protoxylem elements are differentiated completely. Endodermis is on the 1st stage, with Casparian strips at the radial and transverse walls. The «epidermis» of the lateral root primordium is formed as a consequence of anticlinal divisions and the expansion of endodermal cells. There are no Casparian strips on the new anticlinal walls of the derivatives of the endodermal cells. The pericyclic derivatives constitute the main body of a lateral primordium. Plasmodesmata connect endodermal and pericyclic derivatives. The neighbouring cortical cells undergo the obliteration. The reasons of the death of the cortical cells are discussed.

УДК 581.331.2 : 582.951

И. Б. Сандина, В. Ф. Тарасевич

ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ К ИЗУЧЕНИЮ РОДОВ *WHITLEYA*, *ATROPANTHE* И *SCOPOLIA* S. STR. (*SOLANACEAE*)

I. B. SANDINA, V. F. TARASEVICH. SOME PALYNOLOGICAL DATA TO THE STUDY OF THE GENERA *WHITLEYA*, *ATROPANTHE*, AND *SCOPOLIA* S. STR. (*SOLANACEAE*)

Приведены новые палинологические данные для группы видов, относимых ранее к роду *Scopolia* (*Solanaceae*) и рассматриваемых нами в качестве представителей трех самостоятельных родов *Scopolia* s. str., *Whitleya* и *Atropanthe* (Сандина, 1980). Изучение пыльцевых зерен с помощью светового и электронного сканирующего микроскопов выявило существенные различия всех трех родов по комплексу морфологических признаков пыльцы, что свидетельствует в пользу родовой самостоятельности этих таксонов.

На основании сравнительного анализа видов, объединяемых ранее в род *Scopolia* Jacq. s. l., по признакам цветка, плода и вегетативных органов, надвидовые подразделения рода, рассматриваемые М. Н. Семеновой (1955) как серии *Anisodus* (Dun.) Semenova, *Intermediae* Semenova и *Carniolicae* Semenova, приняты нами в качестве трех самостоятельных родов — *Whitleya* D. Don ex Sweet (*Anisodus* Link et Otto, nom. invalid.), *Atropanthe* Pasch. и *Scopolia* Jacq. s. str. (Сандина, 1980).

Whitleya — олиготипный реликтовый род Восточноазиатской флористической области [1] — представлен двумя близкими, но морфологически четко дифференцированными видами — *W. stramonifolia* D. Don ex Sweet (syn.: *Scopolia stramonifolia* (Wall.) Semenova) и *W. tangutica* (Maxim.) Sandina (syn.: *Scopolia tangutica* Maxim.). Первый вид распространен в Восточногималайской (Непал, Сикким, Бутан) и в Сикано-Юньнаньской (Юньнань, Сычуань) провинциях, второй — в Юго-Западном Китае (Сычуань) и в Тибетской провинции Центральноазиатской подобласти (Восточный Тибет: Ганьсу, Цинхай, Сининские Альпы).

Род *Whitleya* отличается от близких к нему родов *Atropanthe* и *Scopolia* s. str. крупными ширококолокольчатыми цветками, чашечка и венчик которых почти равны по длине и плотно прилегают друг к другу; своеобразными плодами, заключенными в сомкнутую ребристую одревесневающую чашечку, ориентированную вертикально вверх и не отделяющуюся от побега; семенами, имеющими бугорчато-волнистый поверхностный рельеф за счет извилистости и утолщенности антиклинальных стенок эпидермы, и многими другими признаками.

Atropanthe (syn.: *Scopolia* ser. *Intermediae* Semenova) — монотипный род, эндемичный для Центральнокитайской флористической провинции. Единственный представитель его — *A. sinensis* (Hemsl.) Pasch. (syn.: *Scopolia sinensis* Hemsl.) — произрастает в бассейне р. Янцзы, в провинциях Хубэй и Сычуань. Род *Atropanthe* по морфологии цветка близок к роду *Atropa* L., он отличается от него и других близких родов шаровидно вздутой чашечкой цветка, разрастающейся в период плодоношения, но остающейся пленчатой и почти не меняющей своей формы; сухими гемилизикарпными невскрывающимися плодами; крупными семенами с крупноячеистой структурой эпидермы и другими признаками репродуктивной и вегетативной сфер (Сандина, 1980).

[1] Названия фитохорионов даны по А. Л. Тахтаджяну (1978).

Род *Scopolia* s. str. — третичный реликт, имеющий островной характер ареала в пределах Бореального флористического подцарства. Современное распространение его приурочено к «убежищам» древней третичной флоры. Род представлен серией близкородственных видов, недостаточно четко морфологически дифференцированных, распространенных в горах Центральной Европы: в Альпах — *S. carniolica* Jacq. s. str. и Восточных Карпатах — *S. tubiflora* Kolesn. ex Kreyer, а также на Кавказе — *S. caucasica* Kreyer, в Японии — *S. japonica* Maxim. и на п-ове Корея — *S. parviflora* (Dunn) Nakai. Несмотря на исключительную разорванность ареала, представители рода сохранили удивительную морфологическую близость, что свидетельствует о единстве исходного генетического материала. Все они, по-видимому, представляют собой потомство одного, ранее широко распространенного вида, вступившего на путь географического видообразования в результате дизъюнкций в его ареале.

Особый интерес для подтверждения правильности наших представлений о родовой самостоятельности *Whitleya*, *Atropanthe* и *Scopolia* s. str., а также для выяснения вопроса о таксономическом ранге географических изолятов рода *Scopolia* представляет изучение их с палинологической точки зрения. Цель настоящей работы — изучение морфологии пыльцевых зерен представителей родов *Whitleya*, *Atropanthe*, *Scopolia* s. str. и выяснение таксономической ценности палинологических признаков у данной группы таксонов.

Материалы и методика

Материалом для изучения послужила пыльца, собранная с живых растений, выращиваемых на научно-опытной станции Ботанического института им В. Л. Комарова АН СССР (БИН),[2] а также с гербарных экземпляров, хранящихся в Гербарии БИНа. Микрофотографии выполнены при увеличении в 1000 раз с иммерсией в лаборатории научной и прикладной фотографии и кинематографии АН СССР Б. Т. Шапковым. Электронные микрографии изготовлены в лаборатории электронной сканирующей микроскопии Отдела высших растений БИНа.

Обработку пыльцы для исследования под световым микроскопом проводили путем кипячения ее в 50% растворе H_2SO_4 в течение 5 мин с последующим заключением ее в глицерин-желатин («Пыльцевой анализ», 1953). Этот метод был применен нами для обработки пыльцы, собранной с живых растений родов *Whitleya*, *Atropanthe* и *Scopolia* (*S. tubiflora*, *S. caucasica*), в связи с тем, что свежие пыльцевые зерна, обработанные обычным ацетолизным методом, при заключении в глицерин-желатин, как было нами замечено, легко сминаются и рвутся. Пыльца видов рода *Scopolia* s. str., взятая с гербарных экземпляров, была обработана ацетолизным методом (Erdtman, 1952).

Изучение пыльцы под сканирующим электронным микроскопом проводили без какой-либо предварительной ее обработки, что позволило выяснить микродетали поверхностного рельефа пыльцевых зерен в «естественном», ненарушенном состоянии.[3]

Сведения о морфологии пыльцы *Scopolia* s. l. в литературе довольно редки, они имеются в работах ряда зарубежных авторов (Erdtman, 1952; Ikuse, 1956; Basak, 1967; Murry, Eshbaugh, 1971; Punt, Monna-Brands, 1977), а среди отечественных — у Л. А. Алешиной (1978). G. Erdtman (1952) привел очень краткое описание пыльцевых зерен *Scopolia lurida* (Link et Otto) Dun. (=*Whitleya stramonifolia*) и *S. atropoides* Schult. (=*S. carniolica*). R. Basak (1967), изучивший пыльцевые зерна 93 видов из 28 родов сем. *Solanaceae*, подразделил их на 9 типов. Для рода *Scopolia* он ограничился описанием одного вида — *S. japonica*, не сопроводив его какой-либо иллюстрацией, и на этом основании отнес род *Scopolia* по морфологии пыльцы к типу Schizanthus, причем, изучив пыльцу под световым микроскопом, Basak (1967) описал скульптуру экзины Schizanthus-типа как мелкосетчатую. Однако недавние исследования J. Gentry (1979) на

---

[2] Ст. Отрадное, Приозерский р-н Ленинградской обл.

[3] Обработка пыльцы ацетолизным методом вызывает разрушение трифины — клейкого воскоподобного вещества, покрывающего поверхность зерен.

сканирующем и трансмиссионном электронных микроскопах показали, что для рода *Schizanthus* характерны шиповатая скульптура пыльцы и наличие каналов в тектуме и подстилающем слое. На основании отличительных особенностей пыльцы Gentry пришел к выводу об уникальности рода *Schizanthus* и обособленности его положения в трибе *Salpiglossideae*.

Детальная характеристика пыльцы *Scopolia carniolica* приведена в работе W. Punt и M. Monna-Brands (1977). Авторы провели параллельное изучение пыльцы под световым и сканирующим электронным микроскопами и сопроводили описания микрофотографиями и микрографиями. Л. А. Алешина (1978), описывая пыльцу пасленовых европейской части СССР, дает детальное описание пыльцевых зерен *Scopolia carniolica* auct. (=*S. tubiflora*) из Закарпатья.

Результаты исследования

Сравнительное изучение морфологических особенностей пыльцы представителей родов *Whitleya*, *Atropanthe* и *Scopolia* выявило существенные различия их по целому комплексу признаков. Представители трех изучаемых родов отличаются прежде всего качественными особенностями пыльцы — формой пыльцевых зерен, числом, положением и характером апертур, особенностями скульптурного рисунка экзины. Основные отличительные признаки пыльцы каждого из трех родов приведены в табл. 1, а сравнительная характеристика пыльцевых зерен видов рода *Scopolia* s. str. дана в табл. 2. Ниже мы приводим ключ для определения видов родов *Whitleya*, *Atropanthe* и *Scopolia* s. str. и морфологические описания пыльцевых зерен изучаемых таксонов.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДОВ *WHITLEYA*, *ATROPANTHE* И *SCOPOLIA* S. STR. ПО МОРФОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ ПЫЛЬЦЫ

1а. Пыльцевые зерна шаровидные, скрыто 6-поровые; поры рассеянные, крупные, округлые, нечетко очерченные; скульптура рассеянно крупнобородавчатая; бородавки в плане округлые или слегка овальные, до 3 мкм и более в диам.; крупные бородавки хорошо выделяются на фоне более мелких . . . . *Whitleya*

\+ Крупные бородавки неравномерно распределены на поверхности пыльцевого зерна, в числе 25—30 на одной из полусфер . . . . *W. tangutica*

— Крупные бородавки равномерно распределены по поверхности пыльцевого зерна, в числе 50—60 на одной из полусфер . . . . *W. stramonifolia*

1б. Пыльцевые зерна почти шаровидные, 3-борозднооровые; борозды широкие, длинные, на концах закругленные; оры четкие, экваториально вытянутые, бороздовидные, узкие, длинные; скульптура экзины сложно дифференцированная, гребневидно-струйчатая, перфорированная . . . . *Atropanthe sinensis*

1в. Пыльцевые зерна сплющенно-шаровидные, 3—6-апертурные; апертуры нечеткие, бороздные, бороздовидные или поровидные, зональные или рассеянные, покрытые мембраной или реже оперкулумом; скульптура мелкобородавчатая; диаметр бородавок не более 1 мкм . . . . . . *Scopolia* s. str.

\+ Экзина в области апертур не приподнятая 2

— Экзина в области апертур приподнятая 3

2. Пыльцевые зерна 36.5—43.1 мкм в диам., 3—4-, реже 6-бороздовидные; борозды варьируют по длине, обычно короткие, с нечеткими краями, толщина экзины 1.1 мкм. Бородавки разных размеров, густо расположенные, с закругленными головками . . . . *S. carniolica*.

\+ Пыльцевые зерна 41.6—45.2 мкм в диам., обычно 4-, реже 3- и 6-апертурные; апертуры бороздовидные или поровидные, частично или полностью покрытые мембраной, иногда образующей оперкулум; толщина экзины 1.3 мкм. Бородавки густо расположенные, слегка островатые, разной величины . . . . *S. parviflora*

3. Пыльцевые зерна 45.4—53.1 мкм в диам., 4—6-поровидные; апертуры частично или полностью покрыты мембраной, часто образующей оперкулум; экзина 1.7 мкм толщины, заметно приподнята у апертур. Бородавки равно-

ТАБЛИЦА 1

Морфологическая характеристика пыльцевых зерен родов *Whitleya*, *Atropanthe*, *Scopolia* s. str.

Род	Форма пыльцевых зерен	Очертание		Число апертур	Характер апертур	Скульптура	Толщина экзины, мкм
		с полюса	с экватора				
Whitleya	Шаровидная	Округлое		6	Скрытопоровые (лептомные)	Крупнобородавчатая	До 2.9
Atropanthe	Почти шаровидная	Широкоэллиптическое	Округло-треугольное	3	Бороздноoровые	Гребневидно-струйчатая, перфорированная	1.3
Scopolia s. str.	Сплющенно-шаровидная	Угловато-округлое	Эллиптическое	3—6	Бороздные, бороздовидные, поровидные	Мелкобородавчатая	1.0—1.7

ТАБЛИЦА 2

Морфологическая характеристика пыльцевых зерен видов рода *Scopolia* s. str.

Вид	Размеры пыльцевых зерен, мкм		Характер апертур	Число апертур	Характер экзины у апертур	Толщина экзины, мкм
	полярная ось	экваториальный диаметр				
Scopolia carniolica	27.3—31.8	36.5—43.1	Бороздовидные	Обычно 4, реже 3 или 6	Неприподнятая	1.1
S. tubiflora	32.5—35.9	37.8—45.1 (46.2)	»	3, редко 4	Слегка приподнятая	1.1—1.3
S. caucasica	30.1—32.6	(35.0) 39.9—42.6	Бороздовидные или поровидные	3, 4, 6	» »	1.0
S. japonica	(30.0) 35.8—40.6	45.4—53.1	Поровидные	4—6	Заметно приподнятая	1.7
S. parviflora	33.8—37.5	41.6—45.2	Поровидные или бороздовидные	Обычно 4, 6, иногда 3	Неприподнятая	1.3

мерно распределены по поверхности пыльцевого зерна, слегка расставленные, уплощенные . . . . *S. japonica.*

\+ Пыльцевые зерна 37.8—45.1 мкм в диам., 3-бороздовидные; борозды длинные, отчетливые, с трещиноватой мембраной; экзина 1.1—1.3 мкм толщины, несколько приподнятая у апертур. Бородавки мелкие, густо расположенные . . . . *S. tubiflora.*

— Пыльцевые зерна 39.9—42.6 мкм в диам., 3—6-апертурные; апертуры нечеткие, бороздовидные или поровидные, покрытые мембраной; экзина слегка приподнятая у апертур. Бородавки очень мелкие, на их фоне кое-где встречаются более крупные . . . . *S. caucasica.*

Род *Whitleya*

Пыльцевые зерна скрыто 6-поровые, шаровидные, в очертании округлые. Поры крупные, округлые, нечетко очерченные, с неровным мелкобугорчатым краем, равномерно распределены на поверхности пыльцевого зерна, покрыты мембраной, скульптированной так же, как остальная поверхность. Скульптура крупнобородавчатая, бородавки в плане округлые или слегка овальные. Текстура мелкопятнистая. Крупные бородавки поддерживаются несколькими слегка расставленными стерженьками, стерженьковый слой узкий, подстилающий и нижележащие слои у пор выклиниваются.

Whitleya tangutica (рис. 1, *1*, *2*; рис. 3, *2*, *3* — см. вклейки)

Пыльцевые зерна 42.1—46.5 мкм в диам.; диаметр пор — 8.9—10.6 мкм. Экзина тонкая, 1.6—1.9 или, включая высоту бородавок, 2.5—2.9 мкм толщины. Крупные бородавки в числе 25—30 на поверхности одной полусферы неравномерно распределены среди мелких бородавок. Наиболее крупные из бородавок имеют до 3.0 мкм в диам. и до 2.5 мкм высоты, расстояния между ними варьируют от 3.5 до 11.1 мкм. Цвет зерен светло-желтый.

Whitleya stramonifolia (рис. 1, *3*, *4*; рис., 3, *1*)

Пыльцевые зерна 41.0—48.2 мкм в диам., диаметр пор — 7.7—8.7 мкм. Экзина толстая, 1.9—2.1 или, включая высоту бородавок, 2.3—2.8 мкм толщины. Крупные бородавки в числе 50—60 на поверхности одной из полусфер равномерно распределены среди более мелких. Наиболее крупные из них достигают 3.3 (4.1) мкм в диам. и 2.9 мкм в высоту, расположены на расстояниях 1.2—6.5 мкм друг от друга. Диаметр мелких бородавок колеблется от 0.9 до 1.3 мкм. Цвет зерен желтовато-зеленый.

Род *Atropanthe*

Atropanthe sinensis (рис. 1, *5*—*8*; рис. 3, *4*, *5*)

Пыльцевые зерна 3-борозднооровые, почти шаровидные, несколько сжатые с полюсов; в очертании с полюса округло-треугольные, с экватора — широкоэллиптические; полярная ось 44.1—48.2, экваториальный диаметр (42.8) 43.6—50.5 мкм. Борозды длинные, не доходящие до полюсов, закругленные на концах, широкие, 4.6—5.7 мкм, со слегка неровными краями, скульптированные близко расположенными бугорками разных размеров. Оры четкие, экваториально вытянутые, бороздовидные, длинные, (9.6) 12.1—14.9 (16.8) мкм, узкие (1.6) 1.9—3.3 мкм; концы их прикрыты краями борозд. Диаметр апокольпиумов (17.4) 22.4—26.3, ширина мезокольпиумов 32.1—37.1 мкм. Экзина тонкая, 1.3 мкм; скульптура рельефная, гребневидно-струйчатая, перфорированная (sculptura cristiformi-striata perforata), гребни неправильно ромбические, с оттянутыми, иногда заостренными концами, крупные, до 5.0 мкм дл., около 1.0 мкм шир., невысокие, в поперечном сечении округлые, ориентированы по направлению к полюсам, параллельно бороздам; перфорации мелкие, расположены между гребнями от неправильно округлых до многоугольно вытянутых, столбиковый и подстилающий слои тонкие, слабо различимые. Цвет зерен желтый.

Род *Scopolia* s. str.

Пыльцевые зерна 3—6-апертурные, сплющенно-шаровидные, в очертании с полюса округлые или угловато-округлые, с экватора эллиптические; апертуры поровидные, бороздовидные или бороздные (*S. tubiflora*) с нечеткими краями; у 5-, 6-апертурных зерен четыре апертуры экваториальные, а одна или две смещены в полярную область, мембрана покрывает апертуры полностью или фрагментарно, скульптирована обычно более крупными, чем на остальной поверхности пыльцевых зерен, бородавками, которые иногда собраны в виде округлой или продолговатой крышечки, подобной оперкулуму (*S. japonica*, рис. 4, *2*, см. вклейку). Экзина 1.0—1.7 мкм толщины, у апертур приподнятая (*S. japonica*) или неприподнятая (*S. carniolica*). Скульптура мелкобородавчатая, бородавки разной величины, не превышают 1.0 мкм в диам., в плане чаще округлые, реже продолговатые или овальные, распределены равномерно по поверхности пыльцевого зерна или на разных расстояниях друг от друга, относительные размеры бородавок и густота их распределения у каждого вида имеют свои характерные особенности, что хорошо видно на микрографиях, выполненных на сканирующем электронном микроскопе.

Scopolia carniolica (рис. 1, *9—13*)

Пыльцевые зерна 4-, реже 3-, редко 6-бороздовидные, полярная ось 27.3—31.8, экваториальный диаметр 36.5—43.1 мкм. Борозды короткие, 11.6—13.9 мкм дл., 6.0—8.1 мкм шир., с нечеткими краями, с закругленными концами, с мембраной, скульптированной густо расположенными бородавками разных размеров, но более крупными, чем на остальной поверхности пыльцевого зерна, мембрана покрывает апертуру полностьюили фрагментарно. Экзина 1.1 мкм, у апертур неприподнятая, скульптура бородавчатая, бородавки очень мелкие, разной величины, среди них крупные расставленные, отстоят друг от друга на разных расстояниях. Цвет зерен желтоватый.

Данные СЭМ. На микрографиях, приведенных Punt и Monna-Brands (1977), видно, что поверхность пыльцевых зерен бугорчатая, бугорки разной величины, большей частью закругленные, плотно прижатые, на фоне мелких беспорядочно расположены крупные, до 1.0 мкм в диам., поверхность их неровная.

Исследованные образцы. Krein, VI 1879, Pichler.

Scopolia tubiflora (рис. 2, *7—9*— см. вклейку; рис. 4, *5*, *6*)

Пыльцевые зерна обычно 3-, реже 4-бороздные; полярная ось 32.5—35.9, экваториальный диаметр 37.8—45.1 (46.2) мкм. Борозды длинные, до 30.0 мкм, широкие, (6.5) 8.5—10.1 мкм, не доходящие до полюсов, с извилистыми нечеткими краями, закругленными концами, покрытые мембраной, скульптированной площадками экзины разных размеров и неопределенных очертаний, часто распределенными более или менее густо у краев борозд и разреженно в центре, наблюдается поперечная трещиноватость. На ацетолизированных и обработанных фуксином зернах часто наблюдаются разрывы оболочки пыльцевых зерен перпендикулярно бороздам. Экзина 1.1—1.3 мкм, несколько приподнятая у апертур, скульптура бородавчатая, бородавки очень мелкие, равномерно распределенные, отличающиеся размерами, проекции их видны как темные, густо расположенные точки. Цвет зерен желтоватый.

Данные СЭМ. На микрографиях поверхность пыльцевых зерен бугорчатая, бугорки четкие, варьирующие в размерах от очень мелких до крупных, около 0.8 мкм в диам., закругленные, реже слегка островатые. Среди крупных наблюдаются отдельные сложные бугорки, составленные из 2—3 бугорков.

Исследованные образцы. Закарпатье, Львовская обл., Ужгородский р-н, с. Черная Тиса, 1972, И. Б. Сандина, Н. И. Рябова.

Scopolia parviflora (рис. 2, *1—3*; рис. 4, *1*, *3*)

Пыльцевые зерна 4,- 6-, реже 3-апертурные; полярная ось 33.8—37.5 экваториальный диаметр 41.6—45.2 мкм. Апертуры поровидные, реже бороздовидные, 10.0—14.8 мкм в диам., с неясно очерченным краем, покрытые пол-

ностью или частично мембраной, скульптированной более крупными бородавками, чем на остальной поверхности пыльцевого зерна, иногда образующими оперкулум. Экзина 1.3 мкм, у апертур неприподнятая, скульптура равномерно бородавчатая, бородавки некрупные, в плане почти округлые или слегка вытянутые, густо расположенные, разной величины. Цвет зерен желтовато-зеленоватый.

Данные СЭМ. На микрографиях видны три поровидные апертуры, овальные в очертании, с извилистыми неопределенными краями, покрытые фрагментами экзины. Поверхность пыльцевых зерен бугорчатая, бугорки четкие, плотно расположенные, варьирующие в размерах, слегка вытянутые, закругленные.

Исследованные образцы. Corea, 1956, № 215.

Scopolia caucasica (рис. 2, *10—12*; рис. 3, *6*, *7*)

Пыльцевые зерна 3-, 4-, 6-бороздовидные, полярная ось 30.1—32.6, экваториальный диаметр (35.0) 39.9—42.6 мкм. Борозды короткие, 10.0—12.1 мкм дл., 4.5—6.2 мкм шир., с нечеткими краями, покрытые мембраной, скульптированной так же, как общая поверхность пыльцевого зерна. Экзина 1.0 мкм, слегка приподнятая у апертур, бородавки очень мелкие, равномерно и близко расположенные, варьирующие в размерах. Цвет пыльцевых зерен желтовато-зеленоватый.

Данные СЭМ. На микрографиях поверхность пыльцевого зерна выглядит как бугорчатая, бугорки очень мелкие, отличающиеся размерами, закругленные, плотно прилегающие друг к другу.

Исследованные образцы. Сев. Кавказ, Красная поляна, 1971, И. Б. Сандина, Т. Д. Кондратенкова.

Scopolia japonica (рис. 2, *4—6*; рис. 4, *2*, *4*)

Пыльцевые зерна 4—6-поровидные, полярная ось (30.0) 35.8—40.6, экваториальный диаметр 45.4—53.1 мкм. Апертуры крупные, округлые, 10.6—13.0 (15.1) мкм в диам., реже слегка овальные, с неровным, иногда неотчетливым краем, мембрана покрыта бородавками разных размеров, более крупными (до 1.5 мкм в диам.), чем на остальной поверхности пыльцевого зерна; они обычно собраны в виде округлой или продолговатой крышечки, которая после ацетолизной обработки может отрываться, или реже разбросаны. Экзина 1.7 мкм, у пор приподнята и слегка утолщена, сэкзина по толщине равна нэкзине, бородавки равномерно распределены по поверхности пыльцевого зерна, слегка расставленные, в плане округлые, овальные или слегка угловатые, варьируют по размерам, самые крупные из них не более 1.0 мкм в диам. Цвет зерен желтоватый.

Данные СЭМ. При изучении со сканирующим электронным микроскопом скульптура поверхности пыльцевых зерен хорошо отличается от скульптуры других видов рода *Scopolia* характером бугорков. Бугорки, слабо возвышающиеся над поверхностью, уплощенные, извилистые в очертании, преобладают крупные над мелкими.

Исследованные образцы. Loc. Honshu, Pref. Shiga: Mt. Oike-dake, 1963. Leg. J. Murata and N. Fukuoka.

Обсуждение результатов

Приведенные палинологические характеристики свидетельствуют о достаточно четких различиях между родами *Whitleya*, *Atropanthe* и *Scopolia* s. str. по признакам пыльцы. По комплексу морфологических признаков пыльцы они принадлежат к различным пыльцевым типам, что подтверждает правомерность признания родовой самостоятельности этих таксонов. Наиболее важными таксономическими признаками пыльцы, имеющими значение для диагностики родов, являются особенности строения апертур и характер скульптуры экзины.

Апертуры родов *Whitleya* и *Scopolia* простые по внешнему виду, сложны по внутреннему строению. Erdtman (1952), описывая пыльцевые зерна *Scopolia carniolica* (*S. atropoides*), называет их меридионально 3-бороздовидными, а для пыльцы *Whitleya stramonifolia* (*Scopolia lurida*) указывает более или менее меридиональные бороздовидные желобки. Однако, как свидетельствуют приведен-

ные выше описания и рисунки, пыльцевые зерна видов рода *Whitleya* лишены наружных апертур и, по-видимому, их правильнее рассматривать как скрыто апертурные. Апертуры выглядят как лептомы, представленные шестью тонкими участками в экзине пыльцевого зерна, или как внутренние апертуры (рис. 1, *2*). Апертуры округлой формы, с нечеткими, плохо различимыми краями, покрыты мембраной, имеющей ту же скульптуру, что и остальная поверхность пыльцевого зерна. Иногда мембрана с одного края надорвана и тогда хорошо заметна граница апертуры (рис. 1, *4*). Внутренний характер апертур подтверждается электронными микрографиями (рис. 3, *1*, *2*), на которых они вообще незаметны.

Punt и Monna-Brands (1977), изучавшие пыльцевые зерна *Scopolia carniolica*, описывают их как эктоапертурные, бороздные, указывая, что эндоапертуры (оры) отсутствуют или очень слабо заметны, поперечно-вытянуты. Детальное исследование пыльцы пяти видов *Scopolia* s. str. позволило нам прийти к заключению, что апертуры этого рода относятся к внутренним, а не к внешним. По форме они округлые или овальные, с нечеткими краями, покрыты полностью или частично мембраной, скульптированной более крупными бородавками, чем остальная поверхность пыльцевого зерна. Бородавки бывают собраны в виде крышечки — оперкулума, как, например, у *Scopolia japonica* и *S. parviflora*. Число апертур у этого рода обычно варьирует от 3 до 6. В работе Punt и Monna-Brands (1977) есть указание на наличие безапертурных пыльцевых зерен у *S. carniolica*.

Наиболее сложными и дифференцированными апертурами обладает пыльца монотипного рода *Atropanthe*. Апертуры пыльцевых зерен *A. sinensis* представлены бороздноoровым типом, достаточно широко распространенным в сем. *Solanaceae*.

Вторым таксономическим признаком пыльцы, который может быть использован при определении родов, является скульптура экзины. Каждый из рассматриваемых родов характеризуется определенным типом скульптуры пыльцевых зерен. У рода *Whitleya* скульптура довольно простая, рассеянно крупнобородавчатая. В пределах этого рода виды достаточно хорошо различимы по числу и характеру распределения крупных бородавок на поверхности зерна. Пыльцевые зерна разных видов рода *Scopolia* s. str. имеют довольно однотипную мелкобородавчатую скульптуру поверхности экзины. Однако микродетали поверхностного рельефа — характер и густота распределения бородавок, их форма и относительные размеры — специфичны для каждого вида и могут служить диагностическими признаками для их определения наряду с другими морфологическими признаками пыльцы. Наиболее своеобразный и сложный поверхностный рельеф экзины характерен для рода *Atropanthe*. Пыльца родов *Whitleya*, *Atropanthe* и *Scopolia* s. str. отличается также по форме и очертанию пыльцевых зерен: у видов рода *Whitleya* она шаровидная, с округлым амбом,[4] у *Atropanthe sinensis* — почти шаровидная, с широкоэллиптическим амбом, а у видов рода *Scopolia* — сплющенно-шаровидная, с угловато-округлым или округлым амбом (табл. 1).

В пределах рода *Scopolia* виды различаются не только по деталям орнаментации сэкзины, но и по размерам пыльцевых зерен (табл. 2). Наиболее крупные пыльцевые зерна характерны для *S. japonica*, наиболее мелкие — для *S. carniolica* и *S. caucasica*. В пределах рода *Scopolia* виды отличаются разнообразием апертур. Так, пыльца *S. tubiflora* имеет борозды, пыльца восточноазиатского вида *S. japonica* — поровидная, у остальных видов встречаются и бороздовидные, и поровидные апертуры. Число апертур в пределах видов обычно варьирует от 3 до 6, причем 5- и 6-апертурные зерна имеют, как правило, четыре экваториальные апертуры, а одна или две из апертур смещены в полярную область. Как уже говорилось выше, имеются отличия в характере скульптуры поверхности экзины.

Существенными диагностическими признаками для видов рода *Scopolia* является также степень приподнятости экзины в области апертур: у *S. japonica* она заметно приподнятая, у *S. tubiflora* и *S. caucasica* — слегка приподнятая, а у *S. carniolica* и *S. parviflora* — совсем не приподнятая.

Приведенные выше палинологические данные вполне согласуются с данными макроморфологии (Сандина, 1980) и подтверждают целесообразность признания родовой самостоятельности *Whitleya*, *Atropanthe* и *Scopolia* s. str., а также сви-

---

[4] Амб — очертание зерна в полярном положении.

детельствуют в пользу признания самостоятельности морфологически близких видов в пределах рода *Scopolia* s. str.

Роды *Whitleya*, *Atropanthe* и *Scopolia* s. str. являются очень древними. Об этом свидетельствует древность флор, в состав которых они входят. Это подтверждается и своеобразием присущих им типов пыльцевых зерен. Однако находки пыльцы данных таксонов из отложений пока неизвестны. Пыльцевые зерна видов этих родов не определялись палинологами-аналитиками при производстве спорово-пыльцевого анализа, по-видимому, в связи, с недостаточной изученностью морфологических особенностей их пыльцы. Приведенные в статье описания, а также ключ для определения видов и родов могут быть использованы палинологами при работе с ископаемым материалом.

Палинологическое изучение родов *Whitleya*, *Atropanthe* и *Scopolia* s. str. показало, что они существенно различаются между собой по комплексу морфологических признаков пыльцы и должны быть отнесены к разным пыльцевым типам, что подтверждает родовую самостоятельность данных таксонов.

Основными признаками пыльцы, имеющими таксономическое значение для разделения родов *Whitleya*, *Atropanthe* и *Scopolia* s. str., являются строение апертур и общий характер сэкзины. Видам рода *Whitleya* свойственны скрытые (внутренние) 6-поровые апертуры, по типу близкие к лептомам, и крупнобородавчатая скульптура экзины. Для всех представителей рода *Scopolia* s. str. характерны мелкобородавчатая скульптура экзины и вариабельность пыльцевых зерен по числу и характеру апертур в пределах некоторых видов. Род *Atropanthe* отличается от *Whitleya* и *Scopolia* сложными борозднооровыми апертурами, а также своеобразным многоплановым поверхностным рельефом экзины.

Для диагностики видов в пределах родов *Whitleya* и *Scopolia* s. str. могут быть использованы микродетали скульптуры экзины.

ЛИТЕРАТУРА

Алешина Л. А. (1978). Сем. *Solanaceae* Juss. — Пасленовые. В кн.: Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР, 2. Л., Наука. — Пыльцевой анализ. (1953). М., Госгеолиздат. — Сандина И. Б. (1980). Критический анализ рода *Scopolia* Jacq. (*Solanaceae*). Бот. ж., 65, 4. — Семенова М. Н. (1955). Скополия и ее народнохозяйственное значение. Автореф. канд. дис. Л. — Тахтаджян А. Л. (1978). Флористические области земли. Л., Наука. — Basak R. K. (1967). The pollen grains of *Solanaceae*. Bul. Bot. Soc. Bengal, 21, 1. — Erdtman G. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy. I. Angiosperms. Stockholm. — Gentry J. L. (1979). Pollen morphology of the *Salpiglossideae* (*Solanaceae*). In: The biology and taxonomy of the *Solanaceae*. London. — Ikuse M. (1956). Pollen grains of Japan. Tokyo. — Murry L. E., Eshbaugh W. H. (1971). A palynological study of the Solaninae (*Solanaceae*). Grana, 11. — Punt W., Monna-Brands M. (1977). The northwest European pollen flora. 8. *Solanaceae*. Rev. Palaeobot. Palynol., 23, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 X 1980.

SUMMARY

Pollen morphology of the genera *Scopolia* s. str., *Atropanthe*, and *Whitleya* testifies to the absence of the close affinities between these genera.

On the basis of the study of pollen with the help of the light and scanning electron microscopes it was established that the structure of apertures and the sculpture of exine are most important taxonomically for the delimitation of the genera. It is shown that the species of the genus *Scopolia* s. str. differ from each other in size, structure and number of apertures, degree of the rise of the exine close to apertures, and microdetails of the surface sculpture of the exine.

The key to the determination of the genera *Scopolia*, *Whitleya* and *Atropanthe*, and their species is given.

УДК 581.9 (571.6)

И. Ф. Удра

О ПРИЧИНАХ «СОВМЕЩЕННОСТИ» ФЛОР И РЕЛИКТОВЫХ ЧЕРТАХ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

(по поводу статьи В. М. Урусова и Л. С. Лауве «О высотных пределах растительности и формационных реликтах в Приморье в связи с изменением климата и морской трансгрессией». Бот. ж., 1980, 65, 2)

I. F. UDRA. ON THE ORIGIN OF «COHABITATION» OF FLORAS AND RELICT FEATURES OF VEGETATION OF THE SOUTH OF THE FAR EAST

Критически рассматриваются недостаточно аргументированные и, по нашему мнению, ошибочные выводы В. М. Урусова и Л. С. Лауве (1980) о причинах смешанного облика современной растительности Приморья и истории ее становления. На основании литературных источников, не учтенных авторами рассматриваемой статьи, а также наших новых фактических данных подтверждается мнение о третичном характере растительного покрова юга Дальнего Востока, особенно неморального флористического ядра, и его постепенной регрессии в последние тысячелетия.

Еще первых исследователей Дальнего Востока поражали многообразие и сложность структуры лесов этого региона, богатство растительного мира, удивительное соседство северных бореальных и субарктических и южных маньчжурских видов (Маак, 1859; Максимович, 1883; Будищев, 1898; Комаров, 1898, 1917, и др.). Эти авторы впервые дали правильное объяснение этим явлениям, утверждая прежде всего древность и плавный характер развития растительного покрова Приамурья. И вновь рассматривать и тем более уточнять причины «совмещенности» флор юга Приморья — задача трудная. Ее решение возможно только на основе новых данных по смежным наукам (геология, палеогеография, палеоботаника и ряд других) в сочетании с углубленными и обширными познаниями современного состояния растительности региона. Этот принцип не всегда выдерживается исследователями, что приводит к не вполне обоснованным или же ошибочным выводам, особенно по истории формирования растительного покрова какого-либо района. Примером этого является статья В. М. Урусова и Л. С. Лауве (1980). Уже в начале статьи авторы в категоричной форме утверждают: «характер вертикального распределения хвойных привел нас к заключению об относительной молодости растительности края в современном ее виде» (с. 185). Но положение одних хвойных среди богатого растительного мира Приморья без широких исследований его более древних лиственных компонентов не может выступать достаточным аргументом в пользу такого заключения. А если учесть, что лесные сообщества очень динамичны и изменяются даже при возрастном развитии, то всегда и везде можно выискать факты «молодости» растительного покрова. Однако «молодость» или «древность» — это исторические вопросы и их необходимо решать на основе эволюции растительности региона в целом, с учетом развития природы Дальнего Востока в неогене или же плиоцен-плейстоцене, а не только учитывать состояние локальных участков за последнее тысячелетие. А как раз эта важная сторона вопроса разобрана авторами статьи недостаточно, о чем свидетельствует также список использованной ими литературы

(ср. Список литературы в настоящей статье, хотя также неполный из-за ограниченного объема статьи).

Между тем еще К. И. Максимович (1883) доказал сходство флор Приамурья, юго-востока Северной Америки и Японии и пришел к выводу о ее третичном характере. Но это, конечно, не означает, что вся третичная флора дожила до наших дней без изменений. Однако основное флористическое ядро существовавшей в третичный период растительности, хотя и в измененном виде, сохранилось до наших дней (Криштофович, 1957, 1958). Третичный облик флоры и растительности юга Дальнего Востока отмечали также В. Л. Комаров (1898, 1950), Е. В. Вульф, (1936, 1937, 1944), А. С. Лазаренко (1944), В. Б. Сочава (1946, 1956), И. В. Грушвицкий (1946), В. Н. Васильев (1958), А. И. Толмачев (1959), П. И. Дорофеев (1964), П. Л. Горчаковский (1969), А. Г. Аблаев (1974, 1978), М. Г. Попов (1977) и многие другие исследователи.

Известный палеоботаник А. Н. Криштофович (1930, 1936, 1939, 1946, 1958 и др.) считал, что прародиной умеренной флоры тургайского типа является Приамурье. Он же на основе палеоботанических данных дал наиболее правильную трактовку сложного сочетания флор юга Дальнего Востока. В работе «Основные черты развития третичной флоры Азии» Криштофович (1930) пишет: «Богатый состав растительности Дальнего Востока находит свое объяснение даже при современных суровых условиях в монотонном, спокойном развитии, хотя и постепенно ухудшающихся, может быть с некоторыми колебаниями, условиях. Растительный мир страны с отдаленнейших времен оставался непотревоженным какими-либо резкими деструктивными явлениями, подобными оледенениям Европы, с последующими барьерами на пути, вроде горных цепей» (с. 397). И далее он указывает на причину постепенного обеднения этой флоры: «Флора просто „выживается“ из страны даже чисто стационарными условиями, путем секулярного повторения следствий закона минимумов» (с. 397). А в работе 1936 г. он уточняет: «Очевидно, в бассейне среднего Амура до начала четвертичного периода удержалась растительность китайско-японского типа. . . С охлаждением страны на эту растительность с северо-востока стали надвигаться растительные зоны более холодного климата, благодаря чему в конце концов зона лиственных лесов была сменена хвойной тайгой с остатками лиственных пород, удержавших свой реликтовый состав, а зона древней тайги сменилась тундрой, причем по горным цепям северные типы растительности продвинулись на юг много далее, чем по равнинам» (с. 19). Вот основа для дальнейших уточнений истории развития растительного мира Дальнего Востока, хотя, на наш взгляд, возможности для этого в настоящее время пока минимальны. Характерно, что эти взгляды в последующий период были подтверждены геологическими, а также палинологическими материалами. Так, многие данные свидетельствуют об отсутствии ледниковых покровов на северо-востоке Сибири и Дальнего Востока. Локальные горные оледенения заметно воздействовали на растительный покров только в среднечетвертичное время (Баранова и др., 1968; Баранова, 1972; Синицын, 1962, и др.). А наиболее сильное похолодание, очевидно, было в позднем плейстоцене, так как в горах Японии оледенение отмечается около 25—10 тыс. лет назад («Геологическое развитие Японских островов», 1968). Однако проникновение бореальных элементов к югу — в Северный Китай, Корею и Японию — шло постепенно, начиная с конца плиоцена, где в это время из состава растительности уже выпали тропические и многие субтропические элементы (Боярская, Малеева, 1967). На Японских островах еще более плавные изменения флоры наблюдались со среднего миоцена («Геологическое развитие. . .», 1968). Максимальное же обеднение растительного покрова данного региона несомненно происходило в четвертичное время. Похолодания и горные оледенения способствовали прогрессивному видообразованию, расселению более холодостойких растений, которые постепенно внедрялись в неморальные термофильные леса, заменяя их наиболее теплолюбивые элементы. В это же время в горах заметно снизились границы растительных поясов, произошло их взаимопроникновение. А. И. Толмачев (1954, 1959), М. Г. Попов (1957), В. Н. Васильев (1958) и многие их последователи считают, что предшественником тайги являлись смешанные леса третичного типа. В четвертичное время произошли наступление тайги на лиственный лес, поглощение и ассимиляция его более лабильных эле-

ментов флоры. Однако муссонный климат, существовавший на юге Дальнего Востока даже в периоды плейстоценовых похолоданий (Синицын, 1962), способствовал плавному преобразованию третичной растительности и сохранению ее в малоизмененном виде до настоящего времени. Влияние муссона простиралось не только до Большого Хингана, но и ощущалось в Забайкалье и даже в Прибайкалье. Это подтверждается находками там таких маньчжурских видов, как *Onoclea sensibilis* L., *Euonymus sacrosancta* Koidz., *E. maackii* Rupr., *Viburnum sargentii* Koehne, *Lonicera chrysantha* Turcz. ex Ledeb. (Малышев, 1957; Пешкова, 1968; Малышев, Пешкова, 1979), являющихся реликтами времени воздействия муссонного климата.

Авторы рассматриваемой статьи не учитывают воздействия четвертичного похолодания как основного фактора преобразования и обеднения сложных плиоценовых лесов данного региона, а также роль тектонических движений и неоднократных морских трансгрессий и регрессий в прошлом. Длительный и многообразный процесс становления растительного покрова юга Дальнего Востока они ограничивают и обусловливают только периодом последней трансгрессии, которая недостаточно аргументирована геологическими исследованиями. А между тем имеются доказательства, что восточные цепи Сихотэ-Алиньского хребта поднялись еще в начале четвертичного периода (Грушвицкий, 1946; Кропоткин, Шахварстова, 1965). Наряду с последующими похолоданиями это способствовало значительному усилению миграции бореальных и субальпийских видов на юг и подвижкам растительных высотных поясов всего района. О недавнем поднятии восточного Сихотэ-Алиня (но не опускании, о чем бездоказательно рассуждают авторы, с. 195) свидетельствуют также ботанические данные. Исследованиями показано, что более древняя и стабильная западная часть хребта богаче третичными видами, чем восточная (Грушвицкий, 1946; Куренцова, 1968, и др.).

Что же касается морских трансгрессий, то они происходили неоднократно, в том числе за последние 100 тыс. лет их было три (100—65, 40—22 и 10—4 (или 3) тыс. лет тому назад — Гальцев-Безюк, 1964, 1972; Никольская, 1973). Самая последняя трансгрессия закончилась около 3 тыс. лет тому назад и, естественно, не могла существенно повлиять на формирование и «синузиальное строение» современной растительности Приморья. Не было и столь грандиозных трансгрессий или же краевых опусканий материка, как это необоснованно допускают авторы статьи. Геологи доказывают, что максимальные тектонические движения в плейстоцене даже на северо-востоке Азии достигали 700, общее же поднятие в среднем составляло около 150 м (Рязанов, Зарудный, 1962). Даже по данным Г. У. Линдберга (1972), последняя максимальная верхнеплейстоценовая регрессия моря обнажала террасы до высоты 350 м. Но преобладает точка зрения о регрессии в пределах 100—150 м (Марков, Суетова, 1964; Никольская, 1973, и др.). В. В. Никольская (1973), проанализировав литературные данные об эвстатическом движении в антропогене, пришла к выводу о незначительной высоте морских трансгрессий, которые в численном выражении были меньше регрессий (максимальная амплитуда регрессии 150 м). Существуют доказательства, что южная часть Сахалина в течение всего неогена не соединялась с материком (Гальцев-Безюк, 1964). Следовательно, современная глубина Татарского залива в пределах 500 м не позволяет предполагать существование более крупных трансгрессий и тектонических опусканий края материка в прошлом. Тем более в послеледниковье не было столь крупных морских трансгрессий, которые бы затопили «местопроизрастания целых формаций и даже сосново-дубовую лесостепь» (с. 191). Учитывая изложенные выше факты, можно предположить, что последняя трансгрессия, закончившаяся 3 или 4 тыс. лет тому назад, могла бы затопить весьма незначительную мелководную полосу шельфа в пределах 10—30 км и мелководный залив Петра Великого площадью около 1 тыс. км^2. Эта территория совершенно незначительна для развития лесостепного ландшафта в муссонном климате. И вообще признавать океаническое влияние и одновременно широкое развитие «ксерофитных формаций и группировок» в притихоокеанской части юга Дальнего Востока нелогично. Следует учесть, что в настоящее время по климатическим и ботаническим показателям лесостепь в Приморье не выделяется (Удра, 1981). А по данным В. Н. Васильева (1958), *Pinus funebris* Kom. в Приморье является послеледниковым мигрантом из Северного Китая.

Таким образом, «абсолютное обеднение флоры края» (с. 195) не связано с послеледниковым временем и причинно не обусловлено только последней трансгрессией моря. Постепенное обеднение третичной растительности происходило в плиоцене, усилилось в плейстоцене, когда в результате неоднократных похолоданий и горных оледенений были сдвинуты растительные зоны и высотные пояса, далеко на юг вдоль меридиональных хребтов проникли бореальные и субарктические растения, произошло смешение флор и образовалась современная комплексность растительного покрова.

Однако следует подчеркнуть, что нет данных, подтверждающих выводы авторов о широком (почти сплошном) развитии в плейстоцене на территории Приморья тайги, субальпийской и тундровой растительности и их деградации только в позднем голоцене. Последние сообщества имели локальное, хотя и контактное, распространение по горным хребтам и заболоченным равнинам, а таежные леса перемежались неморальными сообществами. Более холодостойкие формации деградировали постепенно, начиная с раннего голоцена, что доказано палеоботаническими исследованиями (Нейштадт, 1957). В среднем голоцене неморальная растительность на всем юге Дальнего Востока, в том числе и в Забайкалье, занимала господствующее положение, а ее деградация началась в позднем голоцене. Такова общепризнанная точка зрения на относительно недавнюю историю развития растительного покрова данного региона.

Что же касается современного состояния ландшафта и растительного покрова, то авторы на основе своих не вполне ясных представлений об истории формирования флоры и растительности региона также трактуют их искаженно. К примеру, обращая внимание на большое количество безлесных вершин и каменных россыпей в низко- среднегорье Приморья, авторы объясняют это явление «отсутствием почв и молодостью почвообразовательного процесса» (с. 186), в свою очередь обусловленные морской трансгрессией. Однако эти процессы легко объясняются современными причинами и совершенно не связаны с далеким прошлым. Основной причиной такого состояния эродированных склонов и вершин не только Приморья, но и Приамурья, выступают пожары, которые происходили периодически без участия или же с участием человека. Постепенное же восстановление растительного покрова на послепожарных участках низкогорья не свидетельствует о смещении границы леса вверх, как о вековом явлении. Чаще всего это демутационные процессы, описанные многими исследователями (Колесников, 1938; Куренцова, 1973, и др.). Существенны также оползневые явления (Бойко, 1973).

Ошибочные представления авторов об экобиологических свойствах древесных пород приводят их к неправильной трактовке смен и современного состояния различных буферных и реликтовых сообществ. К примеру, не могут быть самыми устойчивыми сообщества из тополя, чозении, ивы. Эти породы-пионеры наиболее динамичны, а их сообщества временны и обусловлены аллювиальным режимом и поемностью местообитаний. В процессе сингенетических сукцессий эти породы в различных географических районах заменяются более устойчивыми эдификаторами (частично этот вопрос освещен в работе Г. Э. Куренцовой, 1973). Также не всегда вековые смены могут «реализоваться посредством достаточно быстрых пирогенных смен» (с. 191).

Следует более подробно остановиться на вековых сменах формаций. Авторы в статье выдвигают следующий тезис: «Элементы кедровников, чернопихтарников и дубняков, включая и доминанты, в настоящее время внедряются непосредственно в субальпийские формации и реликтовую лишайниково-моховую горную тундру» (с. 186). На этом примере мы еще раз подчеркнем, что биология и экология и соответственно эволюция каждого доминанта различны и, следовательно, необходимо дифференцировано рассматривать их динамику и современное положение. Еще В. Б. Сочава (1946) писал, что «кедр в составе дальневосточных лесов явление молодое». Подобной точки зрения придерживался В. Н. Васильев (1958). М. И. Нейштадт (1957) подтвердил этот вывод палинологическими данными. Ботанико-географический анализ кедрово-широколиственных лесов показал, что *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.[1] в лесах

[1] Названия растений приведены по «Определителю растений Приморья и Приамурья» (Воробьева и др., 1966).

юга Дальнего Востока является молодым (конец плейстоцена—голоцен) инвазионным элементом с прогрессирующим ареалом (Удра, 1969, 1975). Видимо, такого же характера и ареал *Abies holophylla* Maxim. Внедрение этих видов происходит в основном в смешанные леса, где постепенно теряет свою фитоценотическую роль *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., имеющий в Приамурье регрессивный характер ареала (Нейштадт, 1957; Удра, 1972). Естественно, что фитоценотическая роль этих противоположных по своей истории развития и экобиологическим свойствам пород не может быть одинаковой на северном и высотном пределах ареала. И если в отношении *P. koraiensis* и *A. holophylla* авторы в какой-то мере и правы, то история современного сочетания *Q. mongolica* с субальпийскими видами совершенно иная. Как мы уже отметили, в историческом аспекте лиственные неморальные сообщества являются более древними и проникновение под их полог бореальных и субальпийских элементов флоры произошло в основном в четвертичный период. В связи с этим вывод авторов о том, что разнородность фитоценозов Приморья обусловлена внедрением в бореальные и субальпийские комплексы ценоэлементов неморального ряда, требует существенного уточнения и дополнения. Эти процессы могли бы произойти лишь при заметном изменении климата в сторону его потепления и иссушения. Только при таких условиях фитоценотическая конкурентоспособность бореальных и таежных эдификаторов была бы понижена до такой степени, что их сообщества стали бы сами разрушаться и этим содействовать инвазии неморальных элементов. В основном же на юге Дальнего Востока, начиная с заметного среднеплейстоценового похолодания, как мы уже отметили, происходила экспансия арктических, субарктических и бореальных флор в широколиственные леса тургайского облика. Однако неоднократные потепления и похолодания в плейстоцене и голоцене, увеличение или уменьшение влажности климата вызывали соответствующую реакцию теплолюбивого или же холодостойкого комплекса флор. Таким образом, процитированный вывод отражает только одну из амплитуд этого сложного маятникового процесса становления растительного покрова региона, а именно в фазу потепления, которая все же не содействовала полному восстановлению первоначальной растительности. По существу приведенный вывод скорее всего относится к последнему среднеголоценовому климатическому оптимуму. В это время, по мнению большинства ученых, неморальные леса господствовали в данном регионе и проникали далеко к северу и в верхние горные пояса. Однако последующий период — поздний голоцен — в связи с некоторым уменьшением тепла и увеличением влажности вновь является благоприятным для экспансии бореальной растительности (Нейштадт, 1957), причем эта экспансия фиксируется палинологами по всей территории с умеренным климатом и, как показывают материалы исследований, продолжается в настоящее время. Авторы же выдвигают совершенно противоположную точку зрения и утверждают в настоящее время агрессивность неморальной растительности, которая «продвигается вверх и уже сейчас представлена на верхнем пределе распространения растений» (с. 186). Наличие в елово-пихтовых лесах с *P. koraiensis* и широколиственными породами и даже в дубово-кедровых лесах *Betula lanata* (Regel) V. Vassil., *Pinus pumila* (Pall.) Regel, *Sorbus amurensis* Koehne, *S. schneiderana* Koehne, *Lonicera edulis* Turcz. ex Freyn и других бореальных и субальпийских видов не является аргументом в пользу мнения авторов.

Фактический материал, собранный нами в Приамурье, свидетельствует о постепенном и необратимом процессе замены неморальных сообществ таежными (Удра, 1969, 1973а). Эта замена, по нашему мнению, происходит с начала позднего голоцена по настоящее время. В доказательство этой точки зрения приведем новые данные, которые подтверждают реликтовость неморальной флоры в бореальных сообществах, дальнейшее понижение ее роли. Классифицируя дубовые леса Среднего Приамурья, мы выделили фацию предельно северных и высотных реликтовых дубняков (Удра, 1971, 1973б). К этой фации можно отнести все сообщества *Q. mongolica*, которые произрастают в экстремальных климатических условиях со среднегодовой температурой вегетационного периода 6° С и ниже. Такие условия существуют как на северном пределе ареала дуба, так и в горах, в том числе в Приморье.

В северном Сихотэ-Алине описаны (Удра, Шага, 1971) следующие реликтовые ассоциации: дубняк орляковый с березой шерстистой (каменной) — Betuleto (lanatae) — Quercetum pteridiosum — и дубняк кедровостланиковый — Quercetum pinosum (pumilae). В 1973 г. в низовьях р. Амгуни у пос. Оглонги на южных береговых склонах мы отметили дубняки кедровостланиковый Quercetum pinosum (pumilae) и можжевелово-кедровостланиковый Quercetum juniperoso (davuricae)—pinosum (pumilae) с единичным участием *Larix maritima* Sukacz. Все они сходны сочетанием элементов бореальной и неморальной флор во всех ярусах, хотя нередко и разными их видовыми представителями, и своими реликтовыми чертами.

Реликтовость таких сообществ более наглядно проявляется в Среднем Приамурье, где мы их детально исследовали на специальных пробных площадках. Леспедецево-лещиновый дубняк с березой шерстистой — Betuleto (lanatae) — Quercetum lespedezoso—corylosum (mandshuricae) — описан на останцовом хребте Вандан, окруженном заболоченной Средне-Амурской низменностью. Сообщество располагается на одной из его вершин (725.6 м над ур. м.), у верхней границы леса на юго-восточном склоне крутизной 25° и окружено каменными осыпями и курумами на более крутых участках. На самой плоской вершине, а также на северных экспозициях фрагментарно сохранился редкостойный каменноберезник. Его окружают безлесные склоны со скальными обнажениями. Макросклоны хребта в данном районе облесены дубовыми лесами, представленными в основном Quercetum corylosum (mandshuricae). Древостой одноярусный, в большей части разреженный (сомкнутость 0.6 и менее). Его состав по массе древесины: 7Д 3Бк+Км, Лп, ед. Еа, Л, Ма. Доминирует *Q. mongolica* с заметным участием *Betula lanata*. Реже встречается *Acer mono* Maxim., *Tilia amurensis* Rupr., единично *Maackia amurensis* Rupr. et Maxim. Из хвойных очень редко представлены *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim., *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. Насаждение в течение 130—150 лет развивалось естественно, о чем свидетельствуют распределение стволов по диаметру, а также флористический состав и его жизненность. Рост дуба очень медленный, по V классу бонитета. В возрасте 130 лет средняя высота древостоя 13.5 м при диаметре 23.2 см. Дуб и липа имеют средний диаметр стволов 31 см. Древостой не проявляет ярких признаков деградации. Естественный отпад составляет около 5% всей массы древесины, бóльшая часть которого — дубравные породы. Они отмирают из-за экстремальных климатических условий.

Подлесок (сомкнутость 0.6) очень разнообразен (до 20 видов кустарников). Он состоит из различных неморальных и бореальных видов. Фон создают *Corylus mandshurica* Maxim., *Lespedeza bicolor* Turcz. Первый вид приурочен к микропонижениям и к участкам вблизи выхода подземных вод, второй — к более сухим освещенным местам. Интересно, что *L. bicolor* образует густой подлесок в дубовых лесах предгорья, а на склонах редко поднимается до высоты 300 и вновь образует заметные куртины в подлеске описываемого сообщества на высоте более 700 м над ур. м. Это явно реликтовая дизъюнкция, но относительно недавнего времени. Рассеянно произрастают такие маньчжурские виды, как *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim., *Euonymus pauciflora* Maxim., *Viburnum sargentii* Koehne, *Lonicera maximowiczii* (Rupr.) Regel, единично — *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim. Из лиан вегетируют *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill., *Actinidia kolomikta* (Maxim.) Maxim. Представителями более сурового и бореального климата являются *Lonicera ruprechtiana* Regel, *Spiraea betulifolia* Pall., *S. ussuriensis* Pojark., *Rhododendron dauricum* L. Изредка на границе с каменными осыпями пятнами проникает под полог древостоя *Juniperus davurica* Pall. Характерно куртинное размещение подлеска, особенно доминантов.

Травяной покров также довольно разнообразный (около 40 видов), мозаичный с проективным покрытием до 60%. Аспектирует *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin. Рассеянно участвуют дубравные виды: *Cimicifuga dahurica* (Turcz.) Maxim., *Bupleurum longiradiatum* Turcz., *Serratula coronata* L., *Artemisia gmelinii* Web. ex Stechm., *Convallaria keiskei* Miq., *Lathyrus komarovii* Ohwi, *Geranium maximowiczii* Regel et Maack, *Hemerocallis middendorfii* Trautv. et Mey., *Adenophora tetraphylla* (Thunb.) Fisch. и др. Из представителей таежных лесов следует

отметить *Trientalis europaea* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Orthilia secunda* (L.) House, *Clintonia udensis* Trautv. et Mey., *Actaea erytrocarpa* Fisch. Много встречается петрофитных видов и растений горных освещенных мест: *Patrinia rupestris* (Pall.) Dufr., *Melampyrum roseum* Maxim., *Viola montana* L., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Artemisia stolonifera* (Maxim.) Kom. и др. Вдоль ключа произрастают влаголюбивые растения: *Valeriana coreana* Briq., *Aruncus asiaticus* Pojark., *Angelica maximowiczii* (Fr. Schmidt) Benth. ex Maxim., *Cacalia hastata* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Athyrium spinulosum* (Maxim.) Milde. В возобновлении пока преобладают неморальные виды, но порослевого происхождения, слабого роста и развития. *Betula lanata* возобновляется слабо. В насаждении уже появился самосев хвойных пород: *Abies nephrolepis* и *Picea ajanensis*. Состав возобновления — 7Д 2Км 1Бк, ед. Лп, П, Еа. Возобновительный процесс пока отражает стабильное положение основных компонентов сообщества. Однако его мозаичность и фрагментарность, постепенная деградация неморальных видов растений и внедрение эдификаторов таежной свиты дают основание считать описанное сообщество реликтовым, сохранившимся в сугубо специфических климатических и эдафических условиях низкогорья при отсутствии близкорасположенных обсеменителей таежных лесов. Пихтово-еловые леса произрастают севернее на горе Еловой (853 м над ур. м.) на расстоянии около 5 км от вышеописанного сообщества.

На основании анализа фактического материала и ранее проведенных нами исследований мы делаем вывод, что в период голоценового климатического оптимума (возможно, и ранее) леса из *Quercus mongolica* были распространены более широко, и описанное сообщество является, вероятно, реликтом этого времени. Следует отметить, что каменноберезники на хребте Вандан не образуют высотного пояса, встречаются на отдельных вершинах фрагментами среди курумов и скальных обнажений с разреженным древостоем и, по-видимому, также деградируют. В менее каменистых местах на горе Еловой они уже вытеснены ельниками из *Picea ajanensis*. Характер их строения свидетельствует о том, что каменноберезники в условиях низкогорья Приморья и юга Приамурья —реликты более холодного и влажного климата, подобного современному климату Камчатки, позволяющему этой формации широко распространиться там на всех геоморфологических уровнях. Такая климатическая обстановка на юге Дальнего Востока, вероятнее всего, была во время похолоданий в плейстоцене. Таким образом, каменноберезники в данном регионе являются реликтовыми сообществами плейстоцена (по-видимому, среднего), хотя свое развитие, по мнению некоторых исследователей (Васильев, 1958; Хохряков, 1971, и др.), они получили еще в третичных смешанных лесах. А. П. Хохряков (1971) предполагает реликтовость каменноберезников даже в северной Охотии. Следует отметить, что в среднем Сихотэ-Алине на высоте 700—800 м над ур. м. также встречаются участки сомкнутых дубняков с березой каменной и лиственницей (Н. Васильев, Колесников, 1974), а на южных склонах отдельных вершин на высотах около 1000 м в каменноберезниках иногда отмечаются лишь редкие экземпляры дуба и клена. Чаще же в подлеске остается такой требовательный к экологическим условиям индикатор дубовых лесов, как леспедеца двухцветная (Розенберг, Васильев, 1967). Эти факты подтверждают общую закономерность деградации неморального комплекса на верхнем пределе лесной растительности как в Приамурье, так и в Приморье.

Еще более резко проявляются вековые смены неморальных сообществ таежными в описанных нами на горе Еловой (853 м) насаждениях с участием *Picea ajanensis*. Piceeto(ajanensis)—Quercetum corylosum (mandshuricae) приурочен к юго-западным склонам как самой вершины, так и ее отрогов на склонах более 15° крутизны на высоте более 750 м над ур. м. Данный фитоценоз занимает небольшие участки, постепенно переходящие в ельники из *P. ajanensis*. Ниже по склону к пихтово-еловым лесам примыкают смешанные древостои с преобладанием или участием *Quercus mongolica*.

Древостой (сомкнутость 0.6) из-за незначительного возраста (70 лет) *P. ajanensis* (средний диаметр стволов 18 см и высота 14 м) в основном одноярусный. По массе преобладает *Q. mongolica*, имеющий средний диаметр 31 см и возраст 150—200 лет. Состав насаждения 5Д 2Еа 1П 1Лп 1Бк ед. Км, Рб. Средний диа-

метр древостоя 23 см, высота 15.5 м. В составе древостоя участвуют также *Abies nephrolepis*, *Tilia amurensis*, *Betula lanata*, единично представлены *Acer mono* и *Sorbus amurensis*.

В изреженном подлеске куртинно (сомкнутость до 0.4) представлена *Corylus mandshurica* с участием *Lonicera maximowiczii*. Единично встречаются *Viburnum sargentii*, *Euonymus macroptera* Rupr., *Spiraea betulifolia*. Лианы отсутствуют. В травяном покрове (60%) представлены неморальные и таежные виды. По проективному покрытию (до 30—40%) преобладают таежные элементы: *Vaccinium vitis-idaea* L., *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Orthilia secunda*, *Aconitum arcuatum* Maxim., *Lycopodium juniperoideum* Sw. В первом подъярусе травостоя аспектирует *Calamagrostis langsdorffii* с участием *Angelica maximowiczii*, *Valeriana coreana*, *Adenophora tetraphylla*. Среди дубравных видов следует отметить *Bupleurum longiradiatum*, *Convallaria keiskei*, *Anemone udensis* Trautv. et Mey., *Carex campylorhina* V. Krecz., *Hemerocallis middendorfii*. Они приурочены к куртинам дуба и его спутников. Их развитие ослаблено, многие только вегетируют. В наземном покрове уже встречаются зеленые мхи: *Polytrichum juniperinum* Hedw., *Mnium cuspidatum* Hedw., *Hylocomium proliferum* Lindb.

Неморальный комплекс, несмотря на особые экологические условия (южная экспозиция, щебнистость и сухость почв), неустойчив и дегрессирует. Все дубравные элементы интенсивно отмирают, и их отпад составляет более 10% всего запаса древостоя. В возобновлении, которое ярко отражает черты будущего фитоценоза, также преобладает бореальный комплекс. Общий состав его 4Еа 4П 1Д 1Лп+Бк, ед. К. В то время как подрост хвойных по группам высот и возрасту распределен равномерно, лиственные породы сильно угнетены и находятся на грани выпадения. Участие дуба в возобновлении незначительное (около 1 тыс. экз. на 1 га). Весь его подрост в виде торчков, и он, по-видимому, в состав будущего древостоя не сможет войти. Сеянцы *Pinus koraiensis* представляют собой инвазионный элемент в данном районе, так как в восточной части хребта (собственно Вандана) его взрослых особей нет. Он проник в западную часть хребта (хребет Сагдаян) с предгорьев Куканского хребта относительно недавно через пойму р. Кур (Удра, 1969). *Maackia amurensis* представлена единичной порослью и в данных условиях является отмирающим видом.

Выше по склону описанное сообщество постепенно переходит в Querceto—Piceetum (ajanensis) hylocomioso-herbosum. Этот фитоценоз отражает предпоследний этап вековой смены неморальных лесов темнохвойными. Древостой состоит из двух подъярусов. В первом подъярусе (сомкнутость 0.5) господствует *Picea ajanensis* с участием *Abies nephrolepis*. Его состав 8Еа 2П. Средний диаметр 33 см, высота 24 м, возраст 150 лет. Второй подъярус (сомкнутость 0.3) состоит из *Quercus mongolica* с участием *Tilia amurensis*, *Acer mono*, *Sorbus amurensis*, а также молодых экземпляров ели и пихты. Его состав 5Д 2Лп 2П 1Еа+Км, ед. Рб. Средний диаметр дуба 42.4 см, высота 15—16 м. В таких условиях его рост замедленный и возраст достигает 300 лет. Почти половина деревьев имеет явные признаки усыхания. Естественный отпад в насаждении составляет 23% всего запаса, из них почти 15% за счет отпада дуба и его спутников. Возобновительный процесс также свидетельствует о деградации неморального комплекса. Состав подроста 7Еа 3П ед. Лп, К. Дубравные компоненты в этих условиях не возобновляются, лишь *Tilia amurensis* представлена единичными порослевыми экземплярами. Кустарниковый ярус не выражен. Встречаются отдельные группы *Corylus mandshurica* с единичным участием отмеченных ранее видов. Травяной покров (35—40%) беден и немногочислен, с видовым составом, подобным вышеописанной ассоциации. Неморальные элементы флоры угнетены, ютятся под кронами лиственных деревьев, чаще вегетируют. Зато получают развитие зеленые мхи: *Hylocomium proliferum*, *Mnium cuspidatum*, *Ptilium crista-castrense* (Hedw.) De Not., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., плауны: *Lycopodium clavatum* L., *L. annotinum* L.

Следует отметить, что вблизи вершины горы Еловой, а также на северных и восточных ее склонах вековая смена дубовых лесов пихтово-еловыми уже завершилась. Дуб, иногда в окружении лещины, только изредка встречается среди ельников на полянках несколько выше пояса смешанных лесов (Удра,

1969). В авангарде вековых смен неморальных лесов таежными выступает *Abies nephrolepis*. Мы неоднократно описывали дубовые насаждения, в которых она выступала инвазионным элементом в виде подроста, во втором ярусе или же содоминантом (Удра, 1971, 1973а). К примеру, в истоках реки Сагдаян в этом же районе в полосе смешанных лесов описан Abieto—Quercetum corylosum (mandshuricae) с составом древостоя 4Д 3П 2Лп 1Б ед. Км, Еа, Рб. Средний диаметр дуба и липы 48, пихты — 33, а ели аянской — 26 см. В возобновлении доминирует пихта с участием ели и единичными сеянцами кедра. Дуб встречается в подросте единично в виде торчков. Мы считаем, что в данных условиях *Picea ajanensis*, а также *Pinus koraiensis* являются прогрессивными инвазионными элементами, в то время как *Quercus mongolica* — реликтовым элементом.

Таким образом, описанные нами сообщества являются реликтовыми и представляют собой остатки дубовых лесов прошлого, видимо, голоценового климатического оптимума. Возможно, что некоторые из них сохранились с более древних теплых эпох, так как расселение дуба проходит очень медленно, особенно в вышележащие высотные пояса. В настоящее время его существование в бореальной зоне и в горах поддерживается высокой порослевой способностью, которая только замедляет процесс его элиминации. При внедрении в дубняки более конкурентоспособных темнохвойных пород, особенно во влажном климате, дуб довольно быстро ими вытесняется. Еще Г. Ф. Морозов (1949) писал, что там, где прежде была встреча дуба с елью (добавим также: все виды ели, пихты и менее кедра), в настоящее время встречаются только реликты прежних дубрав или в виде остатков дубовых рощиц, или в виде других древесных пород — спутников дуба (липы, кленов, лещины и т. п.).

Приведенный нами фактический материал опровергает выводы Урусова и Лауве (1980) об агрессивности неморальной растительности, о ее продвижении в верхние пояса горных лесов и внедрении в бореальные и субальпийские сообщества и даже в горные тундры. Соответственно елово-пихтово-кедровые леса низкогорий, дубово-каменноберезовые, дубово-кедровостланиковые или дубовые с брусничным покровом леса не могут представлять «временно переходную к неморальной форму сообщества».

Особенности распространения дуба монгольского и его спутников у северной и высотной границ его ареала, его взаимоотношения с основными эдификаторами дальневосточных лесов, наличие многих рефугиумов неморальных сообществ служат доказательствами регрессивного характера его ареала, постепенной деградации дубовых лесов в Приамурье и Приморье (Удра, 1969, 1972, 1973а, б, 1976 и др.). Дуб остается фитоценотически устойчивым на межгорных равнинах и в поясе кедрово-широколиственных лесов при среднегодовой температуре вегетационного периода выше 6° С.

Следует подчеркнуть, что как описанные нами сообщества, так и весь растительный покров хребта Вандан, где к небольшой территории приурочено 7 лесных формаций основных эдификаторов Дальнего Востока, имеют исключительно важное значение для выяснения эволюции растительности этого региона. Растительный покров этого хребта необходимо сохранить для будущего путем заповедания.

ЛИТЕРАТУРА

А б л а е в А. Г. (1974). К вопросу о дубняках и ископаемых дубах Приморья. Комаровские чтения, 21. Владивосток. — А б л а е в А. Г. (1978). Геология и история флор побережий Японского моря. М., Наука. — Б а р а н о в а Ю. П. (1972). Проблема раннечетвертичного оледенения Северо-Востока Сибири. В кн.: Проблемы изучения четвертичного периода. М., Наука. — Б а р а н о в а Ю. П., Б и с к э С. Ф., Г о н ч а р о в В. Ф., К у л ь к о в а И. А., Т и т к о в А. С. (1968). Кайнозой Северо-Востока СССР. Тр. Инст. геол. и геоморфол., 38. — Б о й к о В. А. (1973). Оползни на склонах Сихотэ-Алиня в переходной зоне между материком и океаном. В кн.: Вопросы эволюции ландшафтов юга Дальнего Востока, 12. Хабаровск. — Б о я р с к а я Т. Д., М а л е е в а Е. М. (1967). Развитие растительности Сибири и Дальнего Востока в четвертичном периоде. М., Наука. — Б у д и щ е в А. Ф. (1898). Описание лесов Приморской области. Сб. главн. офиц. документ. по управлению Восточной Сибирью, 5. Хабаровск. — В а с и л ь е в В. Н. (1958). Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, 3. М.; Л., Изд. АН СССР. — В а с и л ь е в Н. Г., К о л е с н и к о в Б. П. (1974). Особенности распределения высокогорной

растительности на хребте Арсеньева (Средний Сихотэ-Алинь). В кн.: Проблемы ботаники. Растительный мир высокогорий и его освоение, 12. Л., Наука. — Воробьев Д. П., Ворошилов В. М., Горовой П. Г., Шретер А. И. (1966). Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л., Наука. — Вульф Е. П. (1936). География растений. М.; Л., Изд. АН СССР. — Вульф Е. П. (1937). К вопросу о реликтовой флоре. Сов. бот., 2. — Вульф Е. П. (1944). Историческая география растений. М.; Л., Изд. АН СССР. — Гальцев-Безюк С. Д. (1964). О соединении Сахалина с материком и о. Хоккайдо в четвертичное время. Изв. АН СССР, сер. геогр., 1. — Гальцев-Безюк С. Д. (1972). К вопросу о движении береговой линии Сахалина в антропогене. В кн.: Проблемы изучения четвертичного периода. М., Наука. — Геологическое развитие Японских островов. (1968). М., Мир. — Горчаковский П. Л. (1969). Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск. — Грушвицкий И. В. (1946). Реликты третичной флоры Уссурийского края. ДАН СССР, 52, 8. — Дорофеев П. И. (1964). Развитие третичной флоры СССР по данным палеокарпологических исследований. Автореф. докт. дис. Л. — Колесников Б. П. (1938). Растительность восточных склонов Среднего Сихотэ-Алиня. Тр. Сихотэ-Алин. заповедника, 1. М. — Комаров В. Л. (1898). Южная граница Маньчжурской флористической области. Тр. СПб. общ. естествоисп., 29, 1. СПб. — Комаров В. Л. (1917). Типы растительности Южно-Уссурийского края. Тр. почв.-бот. экспед. по исслед. колониз. районов Азиатской России, 2. Бот. исслед. 1913 г., 2. Пгр. — Комаров В. Л. (1950). Избранные сочинения. М.; Л., Изд. АН СССР. — Криштофович А. Н. (1930). Основные черты развития третичной флоры Азии. Изв. ГБС, 29, 3—4. — Криштофович А. Н. (1936). Развитие ботанико-географических провинций северного полушария с конца мелового периода. Сов. бот., 3. — Криштофович А. Н. (1939). Байкальские мезозойские отложения СССР. Тр. 17 Междунар. геолог. конгресса, 1. М., Изд. АН СССР. — Криштофович А. Н. (1946). Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Криштофович А. Н. (1957). Палеоботаника. 4-е изд. Л., Гостоптехиздат. — Криштофович А. Н. (1958). Происхождение флоры Ангарской суши. В кн.: Материалы по истории и растительности СССР, 3. М.; Л., Изд. АН СССР. — Кропоткин П. Н., Шахварстова К. А. (1965). Геологическое строение Тихоокеанского подвижного пояса. Тр. геолог. инст., 134. — Куренцова Г. Э. (1968). Реликтовые растения Приморья. Л., Наука. — Куренцова Г. Э. (1973). Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья. Новосибирск, Наука. — Лазаренко А. С. (1944). Неморальные элементы бриофлоры советского Дальнего Востока. Сов. бот., 6. — Линдберг Г. У. (1972). Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. М., Наука. — Маак Р. К. (1859). Путешествие на Амур. СПб. — Максимович К. И. (1883). Очерк растительности Восточной Азии, преимущественно Маньчжурии и Японии. Вестн. садовод. СПб. — Малышев Л. И. (1957). Находка бересклета священного в Средней Сибири. Бот. ж., 42, 8. — Малышев Л. И., Пешкова Г. А. (1979). Нуждаются в охране — редкие и исчезающие растения Центральной Сибири. Новосибирск, Наука. — Марков К. К., Суетова И. А. (1964). Эвстатические колебания уровня океана. В кн.: Современные проблемы географии. М., Наука. — Морозов Г. Ф. (1949). Учение о лесе, 7-е изд. М.; Л., Гослесбумиздат. — Нейштадт М. И. (1957). История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М., Изд. АН СССР. — Никольская В. В. (1973). Изучение дальневосточного голоцена — ключ к определению многовековых тенденций развития природы. В кн.: Вопросы эволюции ландшафтов юга Дальнего Востока, 12. Хабаровск. — Пешкова Г. А. (1968). Находки *Onoclea sensibilis* L. и *Euonymus sacrosancta* Koidz. в Даурии. Бот. ж., 53, 1. — Попов М. Г. (1957). К вопросу о происхождении тайги. В кн.: Сб. статей по результатам исследований в области лесного хозяйства и лесной промышленности в таежной зоне СССР. М.; Л., Изд. АН СССР. — Попов М. Г. (1977). Особенности флоры Дальнего Востока сравнительно с Европейской. Ташкент, Фан. — Розенберг В. А., Васильев Н. Г. (1967). Вопросы распределения растительности в Среднем Сихотэ-Алине. В кн.: Растительный мир высокогорий СССР и вопросы его использования, 3. Фрунзе. — Рязанов И. А., Зарудный Н. И. (1962). История колебательных тектонических движений северо-востока СССР. М., Наука. — Сочава В. Б. (1946). Вопросы флорогенеза и филоценогенеза маньчжурских смешанных лесов. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Сочава В. Б. (1956). Растительный покров СССР, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Синицын В. М. (1962). Палеогеография Азии. М.; Л., Наука. — Толмачев А. И. (1954). К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л., Изд. АН СССР. — Толмачев А. И. (1959). О флоре о-ва Сахалина. Комаровские чтения. 12, Владивосток. — Удра И. Ф. (1969). Особенности взаимоотношений дубняков с темнохвойными лесами на островных горах Приамурья. В кн.: Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. Владивосток. — Удра И. Ф. (1971). О классификации дубняков Среднего Приамурья. В кн.: Ботанические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток. — Удра И. Ф. (1972). Регрессивный характер ареала дуба монгольского и его спутников в бассейне Амура. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1. — Удра И. Ф. (1973а). Вековые сукцессии в дубовых лесах Приамурья. В кн.: Вопросы эволюции ландшафтов юга Дальнего Востока. Хабаровск. — Удра И. Ф. (1973б). Биоэкологическая характеристика дуба монгольского в Приамурье. Бюл. ГБС, 90. — Удра И. Ф. (1975). К истории распространения корейского кедра на Дальнем Востоке. Изв. АН СССР, сер. геогр., 5. — Удра И. Ф. (1976). О рефугиумах неморальной флоры в Приамурье. Бот. ж., 61, 6. — Удра И. Ф. (1981). Лесостепная подзона Евразии и ее границы. Изв. АН СССР,

сер. геогр., 4. — У д р а И. Ф., Ш а г а В. С. (1971). Леса из дуба монгольского у северной границы ареала. В кн.: Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока, 2. Владивосток. — У р у с о в В. М., Л а у в е Л. С. (1980). О высотных пределах растительности и формационных реликтах в Приморье в связи с изменением климата и морской трансгрессией. Бот. ж., 65, 2. — Х о х р я к о в А. П. (1971). О некоторых флористических границах в Магаданской области. В кн.: Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока, 2. Владивосток.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 13 VII 1980.

SUMMARY

In the paper we critically consider the conclusions of V. M. Urusov and L. S. Lauver (1980) on the causes of the mixed habit of the recent vegetation of Priamurye and the history of its formation, which we find unsufficiently argumentated and erroneous. On the basis of the published sources, that were not considered by the authors of the paper given, as well as our recent actual data, we prove the belief of the tertiary origin of the vegetational cover of the south of the Far East, and especially of the nemorose floristic core, and its gradual regression during the last thousands of years.

УДК 581.331.2 : 582.584

Ю. Л. Никифоров, Г. Ф. Феофилова

АНАЛИЗ ПЫЛЬЦЫ ВИДОВ И СОРТОВ РОДА CANNA

YU. L. NIKIFOROV, G. F. FEOFILOVA. AN ANALYSIS OF POLLEN OF SOME SPECIES AND VARIETIES OF THE GENUS *CANNA*

Приведены данные по сравнительному изучению пыльцы 9 видов и 17 сортов канн. Отмечено, что за исключением абсолютно стерильного сорта Суевия все низкофертильные сорта канн могут быть использованы в селекционной работе. Рассмотрены также аномалии пыльцевых зерен канн.

Современные высокодекоративные канны являются результатом длительной многоступенчатой межвидовой гибридизации. В селекционный процесс было включено 6 видов, что позволило получить к настоящему времени более 1 тыс. сортов, которые в основном делятся на два сортотипа: канны Крози и орхидеевидные (Mühle, 1909; Persy-Lancaster, 1967; Khoshoo, Mukherjee, 1970; Феофилова, 1973). Все орхидеевидные канны размножаются вегетативно и не дают семенной репродукции в связи со сложным гибридным происхождением или триплоидностью. Триплоидностью объясняется и стерильность некоторых сортов канн Крози (Donahue, 1965; Khoshoo, Mukherjee, 1970). Однако у некоторых стерильных сортов фертильность пыльцы может доходить до 20% (Tokugawa, Kuwada, 1924; Saito, 1961; Феофилова, 1973). Очевидно, это и позволило получить путем многоступенчатой гибридизации современные садовые канны. И в последнее время основным методом получения новых сортов является межсортовая гибридизация. Естественно, что для успешного проведения этих работ требуется детальное изучение всех процессов, связанных с полосеменной репродукцией.

В настоящей работе проведено сравнительное изучение пыльцы дикорастущих канн и сортов отечественной и иностранной селекции с целью прогнозирования использования их в качестве исходных форм для дальнейшей селекции.

Материал и методика

В качестве объекта исследования были взяты 9 видов рода *Canna* L., 12 сортов канн Крози, 5 сортов орхидеевидного сортотипа (табл. 1 и 2).

Пыльцу собирали в три периода: в момент прорастания микроспоры, в момент высыпания пыльцы из пыльника и в момент цветения первого цветка соцветия. Всего было исследовано по 10 цветков каждого сорта и вида.

Пыльцу изучали на мазках, окрашенных метилгрюн-пиронином в смеси Унна. Пыльцу каждого цветка отдельно фиксировали непосредственно на предметном стекле смесью Карнуа, затем мазок приклеивали белком. Окраску смесью Унна и заключение в канадский бальзам проводили по общепринятой методике.

Окраска метилгрюн-пиронином позволяет проследить, кроме структурных аномалий развития, нарушения морфофизиологических процессов на разных этапах развития микроспор и клеток пыльцевого зерна. Легко можно выявить нежизнеспособные пыльцевые зерна атипичной окраски без видимых структурных нарушений генеративной и вегетативной клеток: большей частью ядра

пиронинофильны, а цитоплазма нередко окрашивается в сине-фиолетовые тона.

В цветке канны имеется один пыльник, который содержит до 20—25 тыс. пыльцевых зерен. Мазок пыльцы фиксировали из средней части пыльника; он содержал 5—7 тыс. пыльцевых зерен. Мы просмотрели не менее 50 тыс. пыльцевых зерен (по 10 мазков каждого вида и сорта) и выявили многообразие аномалий в развитии микроспор и пыльцевых зерен. Для определения фертильности пыльцы просматривались не менее 2 тыс. пыльцевых зерен.

Для пыльцевых зерен канны до настоящего времени не подобрана среда для их проращивания в искусственных условиях. Определение фертильности пыльцы канн ограничивается ацетокарминовым методом (Nair, 1960; Saito, 1961). При всех достоинствах этого метода он не дает четкого критерия фертильности пыльцы, и, как указывают многие авторы (Остапенко, 1956, 1961; Фетисов, Крюкова, 1960; Диакону, 1961; Рыбин, 1962; Смирнов, 1969, и др.), фертильность, определяемая этим методом, не всегда позволяет с достаточной достоверностью определить способность пыльцевых зерен к прорастанию.

Предлагаемая в настоящей работе методика дала возможность более точно определить абортивность и стерильность пыльцы. Следует, однако, заметить, что высказанные выше критические замечания относительно определения фертильности пыльцы при окраске ацетокармином относятся и к методу окраски метилгрюн-пиронином.

В зрелой пыльце мы выделили три типа: фертильная пыльца — пыльцевые зерна без видимых структурных аномалий и аномалий окраски; абортивная пыльца — пыльцевые зерна с морфофизиологическими аномалиями; стерильная пыльца — оптически пустые пыльцевые зерна с аномалиями окраски и деструктивными нарушениями ядра и цитоплазмы.

ТАБЛИЦА 1

Морфологическая характеристика зрелой пыльцы видов и сортов канн

Вид, сорт	Всего исследовано, шт.	Микроспора, %		Пыльцевое зерно, %								Жизнеспособные поликарионные новообразования	Нежизнеспособные поликарионные новообразования
		жизнеспособная	нежизнеспособная	двухклеточное	трехклеточное	пыльцевая трубка	гигантское	спаренное	полиспорическое	фиксированная генеративная клетка	нежизнеспособное		
Canna polymorpha Lodd.	2310	0	0.1	97.6	0.1	0.5		Единично			0.6	Единично	
C. flaccida Salisb.	2238	0	2.6	92.5	Единично	0.3		»			4.5	»	
C. limbata Rosc.	2195	0	0.4	98.4	»	0.4		»			0.8	»	
В. Терешкова	2301	0	0.7	95.0	0.1	Единично		0.2	0.7	Единично	2.1	1.2	0
Восток-2	2255	0	2.7	93.2	0	0.1	0.4	0.2	0.4	»	2.8	0.2	0
Г. Титов	2263	0	2.9	90.2	2.1	0.2	2.6	0.1	0.9	»	0.9	0.1	0
Луиза фон Ратибор	2171	1.8	34.3	17.0	6.7	1.0	0	Единично	0	1.4	36.3	0.7	0.8
Фойерфегель	2203	0.1	53.6	5.7	5.0	0	0	»	0	0.3	33.5	0.2	1.6
Андепкен ан Вильгельм Пфитцер	2183	0	33.3	11.0	2.8	1.7	0	»	0	0.1	51.1	Единично	

ТАБЛИЦА 2

Фертильность пыльцевых зерен видов и сортов канн, %

Вид, сорт	Число фертильных пыльцевых зерен	Число стерильных пыльцевых зерен
Canna polymorpha Lodd.	98.8	1.2
C. edulis Ker-Gawl.	98.2	1.8
C. coccinea Mill.	97.5	2.5
C. limbata Rosc.	97.5	2.5
C. humilis Bouche	97.0	3.0
C. lanuginosa Mill.	96.0	4.0
C. flaccida Salisb.	92.8	7.2
C. laeta Mill.	91.9	8.1
C. indica L.	84.4	5.6
Канны Крози		
Фертильные сорта канн Крози		
Надежда	96.9	3.1
Ливадия	92.2	7.8
Унгария	92.0	8.0
Солнечная красавица	90.3	9.7
Ривьера	88.9	11.1
Пламя Крыма	88.7	11.3
Крымская ривьера	84.9	15.1
Клара Буиссон	84.5	15.5
Стерильные сорта канн Крози		
Президент	19.4	80.6
Америка	15.7	84.3
Луиза фон Ратибор	14.9	85.1
Луи Кейо	6.1	93.9
Орхидеевидные канны		
Анденкен ан Вильгельм Пфитцер	8.5	91.5
Розенкранцен	8.0	92.0
Фойерфегель	6.0	94.0
Кениг Гумберт	1.9	98.1
Суевия	0.0	100.0

Результаты исследования и их обсуждение

Пыльцевое зерно рода *Canna* шаровидной формы, без пор. Наружная поверхность экзины шероховатая и имеет шипообразные выросты (Erdtman, 1952; Nair, 1960). Размеры пыльцы дикорастущих канн и большинства диплоидных сортов Крози варьируют от 50 до 60, триплоидных сортов — от 65 до 75 мкм.

Зрелое фертильное пыльцевое зерно двуклеточное. Цитоплазма вегетативной клетки содержит большое число белковых зерен; жировые капли и крахмальные зерна обнаружить не удалось. Вегетативное ядро при окраске в смеси Унна выглядит как оптически пустая зона в центре вегетативной клетки без ядрышка. Генеративная клетка имеет сильно вытянутую веретеновидную форму, ее овальное, загруженное хроматином ядро, как правило, имеет одно ядрышко.

За 36 ч до цветения пыльник канны раскрывается продольной щелью. Пыльцевые зерна в виде компактной массы попадают на поверхность лепестковидного пестика и оказываются прижатыми к ней раскрытым пыльником. Таким образом, созревание пыльцы происходит не в пыльнике, а в своеобразных условиях бутона. Как показал анализ, к моменту вскрытия пыльника протопласт основной массы нормальной пыльцы еще сильно гидратирован. В таких пыльцевых зернах вегетативное ядро имеет крупное ядрышко, а в вегетативной

цитоплазме много мелких вакуолей. Генеративная клетка слегка вытянутой формы с равномерно распределенной вокруг ядра цитоплазмой, а ее ядро имеет сравнительно крупное ядрышко. Только спустя 12 ч после вскрытия пыльника или за 24 ч до распускания цветка происходит созревание пыльцевых зерен, которое сопровождается дегидратацией протопласта, и клетки приобретают вышеописанную структуру зрелого пыльцевого зерна. Однако даже в период цветения в массе пыльцы отдельных цветков высокофертильных сортов содержится 10—12% пыльцевых зерен с крупными ядрышками вегетативного ядра, сохранившимся еще вакуумом в вегетативной цитоплазме и овальной генеративной клеткой. Различная степень дегидратации и в связи с этим физиологической активности клеток на последних этапах созревания может приводить к нарушению морфогенетических последовательных стадий развития клеток пыльцевого зерна.

В отдельных пыльцевых зернах в этот период можно видеть спермиогенное деление и развитие пыльцевых трубок. Такое ускорение развития генеративной и вегетативной клеток в любой последовательности можно обнаружить у двух соседних пыльцевых зерен одного пыльника. Наиболее часто трехклеточные пыльцевые зерна содержатся в массе зрелой пыльцы низкофертильных сортов (Феофилова, 1973). У сорта Фойерфегель такие пыльцевые зерна могут составлять до 50% массы фертильной пыльцы одного цветка (табл. 1).

Рост пыльцевых трубок происходит с одинаковой частотой как до спермиогенного деления, так и после образования спермиев, причем у отдельных пыльцевых зерен длина пыльцевой трубки за 12 ч до раскрытия бутона может превышать диаметр пыльцевого зерна в 3—4 раза.

Подобные же отклонения во времени образования пыльцевой трубки и спермиогенного деления можно наблюдать и в пыльцевых зернах дикорастущих канн. Следует, однако, заметить, что трехклеточные пыльцевые зерна мы обнаружили только у одного вида (*C. polymorpha*). Что же касается развития пыльцевых трубок в период созревания пыльцы, то это явление происходит с большей или меньшей частотой у всех дикорастущих канн. При этом пыльца, взятая из отдельных бутонов, может содержать более 2% пыльцевых зерен с достаточно развитыми пыльцевыми трубками (табл. 1). Если учесть, что в каждом пыльнике содержится не менее 25 тыс. пыльцевых зерен, то общее число пыльцевых трубок в одном цветке у фертильных гибридов и видов может быть более 500. Весьма вероятно, что в неблагоприятных условиях цветения это может привести к самоопылению и развитию жизнеспособных семян.

Нарушение скорости и ритма морфогенеза пыльцевого зерна, которое приводит к спермиогенному делению и развитию пыльцевых трубок на стадии созревания пыльцы, позволило выявить две интересные аномалии развития генеративной и вегетативной клеток пыльцевого зерна.

Часто встречающейся аномалией является «фиксация» генеративной клетки у оболочки пыльцевого зерна на месте ее образования (табл. 1). Такие пыльцевые зерна иногда не имеют еще каких-либо видимых морфофизиологических нарушений и при попадании на рыльце образуют нормальную пыльцевую трубку, в которую, однако, генеративная клетка не переходит, а остается в оптически пустом пыльцевом зерне. В редких случаях генеративная клетка может иметь несколько ядер как результат аномального кариокинеза генеративного ядра.

При анализе более 300 метафаз спермиогенного деления не удалось обнаружить ни одного диплоидного или анеуплоидного набора. Даже у триплоидов и низкофертильных орхидеевидных сортов при метафазно-анафазном анализе спермиогенного деления в пыльцевом зерне всегда наблюдался митоз без нарушений, связанных с хромосомными аберрациями или анеуплоидией.

Вместе с тем метафазно-анафазный анализ спермиогенного деления позволил обнаружить в массе фертильной пыльцы гигантские пыльцевые зерна, генеративная клетка которых содержит нормальный гаплокариотип (табл. 1). Размер такого пыльцевого зерна может быть около 100 мкм и, следовательно, его дегидратированный протопласт имеет восьмикратный объем за счет исключительно интенсивных процессов анаболизма вегетативной клетки. Любопытно,

что гигантские гаплоидные пыльцевые зерна в редких случаях образуют пыльцевую трубку, но она отличается очень медленным развитием.

Вероятно, развитие крупных гаплоидных пыльцевых зерен, отличающихся высокой физиологической активностью вегетативной клетки, явление обычное у гибридных сортов многих однолетних и многолетних культур (Шолохова, Никифоров, 1973). Это обстоятельство необходимо учитывать при анализе количества полиплоидных пыльцевых зерен в зрелой пыльце сортов и видов. Обычно все крупные пыльцевые зерна принято считать полиплоидными или анеуплоидными. В качестве примера возможной ошибки можно привести некоторые сорта канн сортотипа Крози, у которых крупные гаплоидные пыльцевые зерна могут составлять до 3% общей массы зрелой фертильной пыльцы (табл. 1).

Все сказанное не следует понимать так, что зрелая пыльца сортов и дикорастущих канн не содержит полиплоидных или анеуплоидных пыльцевых зерен. Такие пыльцевые зерна всегда присутствуют в массе фертильной и абортивной пыльцы гибридных форм, но их число не превышает долей процента. Пыльцевые зерна с аномалиями плоидности, как правило, двуклеточные; спермиогенное деление, если и происходит, то только в пыльцевых трубках во время их роста в проводниковой ткани столбика.

В связи со специфическими особенностями созревания пыльцы у канны — вне пыльника в бутоне — анализ фертильности пыльцевых зерен проводили на пыльце, собранной в период цветения. Количественное соотношение фертильной и стерильной пыльцы приведено в табл. 2.

У большинства видов и сортов канн Крози фертильная пыльца составляет не менее 84%. Анализ фертильности пыльцы у стерильных сортов канн Крози, бóльшая часть которых является триплоидными формами, и орхидеевидных канн показал, что единственным сортом, обладающим абсолютной стерильностью, оказался сорт Суевия. Экспериментальные скрещивания дают возможность утверждать также и абсолютную женскую стерильность у этого сорта. Остальные сорта характеризуются в целом резко пониженной фертильностью. Максимум ее достигает у канн Крози 19.4, у орхидеевидных канн — 8.5%. Следует заметить, что фертильность пыльцы сорта может различаться по годам и по отдельным цветкам.

Возможность развития в отдельных пыльниках значительного числа фертильных пыльцевых зерен может обеспечить получение у этих сортов жизнеспособных семян как при внутрисортовом опылении, так и межсортовом переопылении. Было проведено большое число скрещиваний с использованием низкофертильных сортов. Наибольшее число семян было получено у сортов Президент и Луиза фон Ратибор.

Приведем некоторые результаты скрещиваний, где материнской формой служил высокофертильный диплоидный сорт Надежда, а в качестве опылителя была использована пыльца диплоидных и триплоидных сортов. При скрещивании диплоидов было получено 5—7 семян на коробочку, а при опылении диплоида пыльцой триплоидного сорта — одно семя. Число завязавшихся коробочек у диплоидов составляет 40—60, а при опылении диплоида триплоидом — 1%. Несколько большее число коробочек образуется при использовании триплоида в качестве материнской формы. У сортов Президент, Луиза фон Ратибор число коробочек, содержащих развитые семена, составляет 3—4%. Таким образом, успех скрещивания различен в зависимости от материнской формы. Лучшего качества семена получаются при диплоидной материнской форме. Семена, образующиеся на триплоидном растении, не всегда прорастают.

Переходя к описанию аномальной части зрелой пыльцы дикорастущих канн и сортотипов, необходимо прежде всего отметить следующее. Общеизвестно, что отдаленная гибридизация, как правило, приводит к резкому возрастанию стерильности. Обычно считают, что это связано с нарушениями хромосомной дивергенции в процессе мейоза и, как следствие, — с образованием значительного числа нежизнеспособных микроспор. Вместе с тем можно ожидать возрастания стерильности зрелой пыльцы и в результате образования жизнеспособных аномальных микроспор, прорастание которых приводит к возникновению абортивных клеток гаметофитной генерации на всех стадиях развития пыльце-

вого зерна (Транковский, 1964; Никифоров, 1973). Среди дикорастущих канн фертильных и стерильных сортов можно выявить сорта и виды, у которых стерильность пыльцы определяется нежизнеспособностью микроспор или нежизнеспособностью пыльцевых зерен (табл. 1). Однако следует подчеркнуть, что даже у низкофертильных сортов стерильная пыльца содержит и нежизнеспособные микроспоры и пыльцевые зерна. Исключением является только сорт Суевия, у которого все микроспоры гибнут до прорастания.

Наряду с нарушениями кариокинеза в спорогенезе, что ведет к образованию нежизнеспособных микроспор или диплоидных и анеуплоидных жизнеспособных микроспор, часто можно наблюдать нарушения цитокинеза, которые приводят к возникновению аномальных тетрад (рис. 1, *А*). Подробно варианты аномального спорогенеза и распада тетрад были изучены на трех высокофертильных сортах, приведенных в табл. 1.

Наиболее интересны случаи возникновения микроспор, содержащих 2, 3 и даже 4 ядра. Схематически такие варианты аномального течения спорогенеза показаны на рис. 1, *А*, *а*, *б*, *д—ж*, *и*, *к*, *м*, *н*. Развитие и прорастание подобных многоядерных микроспор часто происходят без каких-либо отклонений от нормы, и тогда возникают пыльцевые зерна, содержащие от двух до четырех генеративных клеток и от двух до четырех вегетативных ядер. Подобные пыльцевые зерна мы называем полиспорическими. Наиболее часто можно наблюдать развитие и прорастание двуядерных микроспор в биспорические фертильные пыльцевые зерна, содержащие две генеративные клетки и два вегетативных ядра (рис. 1, *Г*, *и*, *к*). Схема развития три- и тетраспорических пыльцевых зерен, возникающих из трех- и четырехъядерных микроспор, аналогична схеме развития биспорических пыльцевых зерен. Следует отметить только, что число три- и тетраспорических пыльцевых зерен не превышает долей процента.

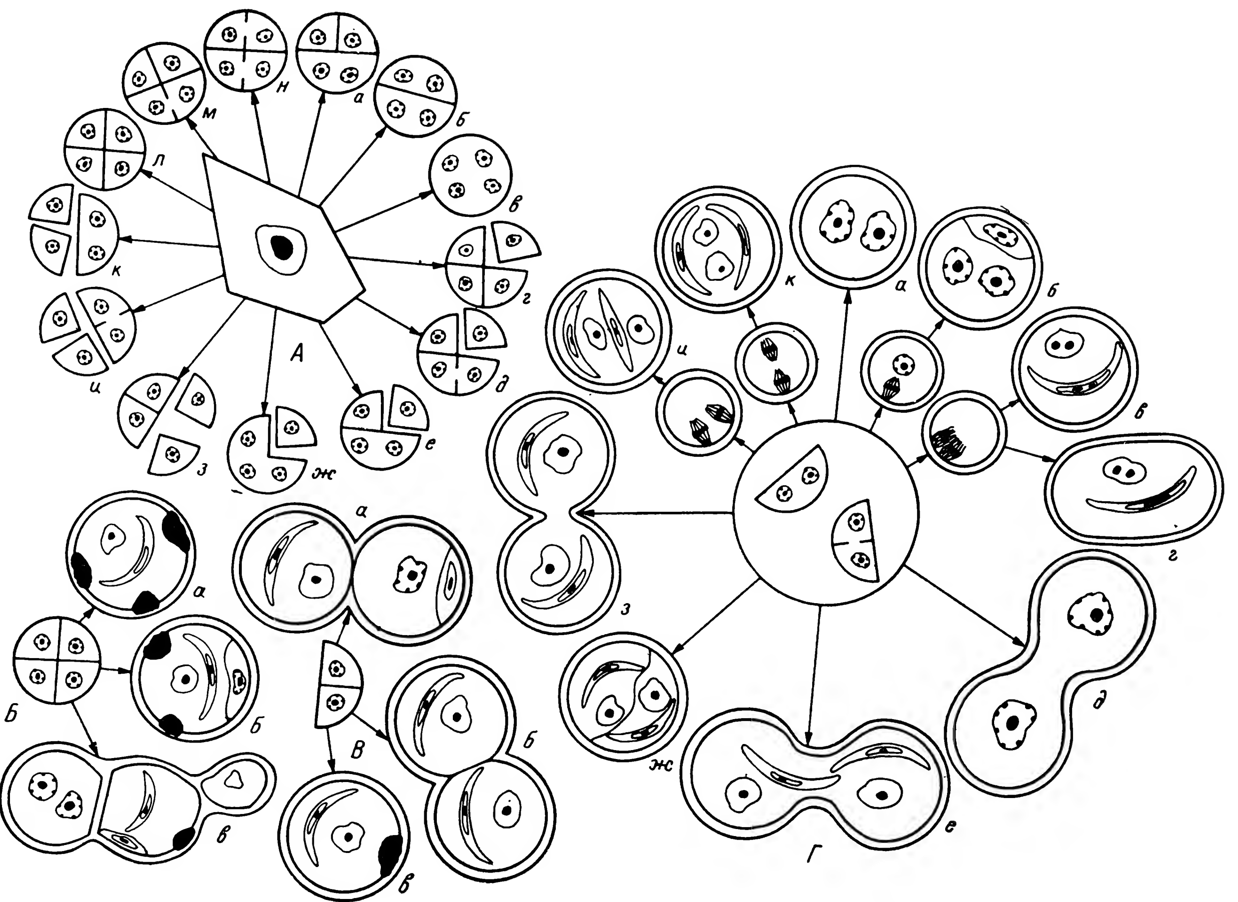
Здесь интересно провести сравнение особенностей развития полиспорических пыльцевых зерен и полиспорических зародышевых мешков. Как известно, в конечном счете геном только одного ядра из четырех при мегаспорогенезе независимо от типа полиспорического зародышевого мешка входит в состав ядра яйцеклетки (Романов, 1971; Поддубная-Арнольди, 1976). При развитии тетраспорического пыльцевого зерна каждое ядро тетрады дает начало развитию мужских половых элементов. Таким образом, развитие полиспорических зародышевых мешков и полиспорических пыльцевых зерен принципиально различается по возможности реализации в половые клетки всех уникальных генотипов, возникающих в результате генной и хромосомной дивергенции в микроспорогенезе в каждой тетраде.

В массе зрелой пыльцы некоторых сортов может быть более 1% полиспорических пыльцевых зерен, что составляет около 200 полиспорических пыльцевых зерен на один пыльник (табл. 1). Это позволило провести детальный анализ особенностей развития и прорастания многоядерных микроспор и развития полиспорических пыльцевых зерен.

Многоядерные микроспоры обладают физиологической полярностью протопласта, и, таким образом, место образования генеративной клетки строго детерминировано. На рис. 1, *Г*, *б*, *в*, *и*, *к* схематически показаны варианты дифференциального митоза двуядерной микроспоры. С равной вероятностью образование генеративных клеток может происходить либо у одного полюса (рис. 1, *Г*, *в*, *г*, *и*), либо в двух диаметрально противоположных полюсах споры (рис. 1, *Г*, *к*). В первом случае может быть слияние двух метафазных пластинок в одну, что приводит к развитию фертильного диплоидного пыльцевого зерна (рис. 1, *Г*, *в*, *г*).

Неменьший интерес представляет тип развития полиспорических пыльцевых зерен, когда при прорастании многоядерной микроспоры в дифференциальный митоз вступают не все ядра. Вариант такого абортивного биспорического пыльцевого зерна показан на рис. 1, *Г*, *б*. Пыльцевое зерно содержит два вегетативных ядра и генеративную клетку в состоянии депрессии.

Фертильные и абортивные полиспорические пыльцевые зерна не являются исключительной особенностью видов и сортов канн. Пыльцевые зерна, содержащие несколько генеративных клеток и вегетативных ядер, описаны у сортов многих культурных растений (Schnarf, 1929; Maheshwari, 1950; Johri, Konar, 1967; Поддубная-Арнольди, 1976), однако большинство авторов предполагают,



А
а б в г д е ж з и к л м н
Б
а б в
В
а б в
Г
а б в г д е ж з и к

что многоядерность вегетативной клетки пыльцевого зерна является результатом эквационных кариокинезов вегетативного ядра. Что же касается пыльцевых зерен, содержащих несколько генеративных клеток и соответствующее число вегетативных ядер, то их образование и развитие не описаны.

Использованная в настоящей работе методика получения мазков на последовательных стадиях развития клеток гаметофитной генерации позволила не только детально проследить описанные выше особенности развития фертильных и абортивных полиспорических пыльцевых зерен канны, но и показать, что в процессе прорастания многоядерных микроспор могут возникать полиплоидные пыльцевые зерна.

В работах по микроспорогенезу и развитию пыльцевых зерен у гибридных сортов многих культурных растений описаны спаренные пыльцевые зерна. Частичный обзор литературы по этому вопросу сделан В. А. Поддубной-Арнольди (1976). Подобные аномалии связаны с нарушениями цитокинеза в процессе спорогенеза и распада тетрад. На рис. 1, *В*, *Г* показаны варианты нормального и абортивного развития спаренных пыльцевых зерен, которые были обнаружены нами у всех исследованных видов и сортов канн. В наибольшем числе спаренные пыльцевые зерна встречаются у высокофертильных сортов Крози (табл. 1).

В редких случаях и только у фертильных сортов канн Крози были обнаружены интересные аномалии развития пыльцевого зерна нераспавшейся тетрады (рис. 1, *Б*, *а—в*). В конечном счете развивается только одно фертильное пыльцевое зерно. Три остальные микроспоры тетрады находятся под экзиной этого пыльцевого зерна в состоянии депрессии (рис. 1, *Б*, *а*, *б*). Такие пыльцевые зерна в определенной степени сходны с совершенно особым типом развития пыльцы, характерной для представителей сем. *Cyperaceae* (Piech, 1928; Tanaka, 1940).

В результате сравнительного исследования развития пыльцы сортового многообразия канн были выявлены сорта, у которых в мазках зрелой пыльцы обнаружены абортивные многоклеточные пыльцевые зерна, представляющие собой начальные стадии развития эмбриоидов или каллусных новообразований. С наибольшей частотой подобные новообразования встречаются в массе зрелой пыльцы у сортов В. Терешкова, Г. Титов, Надежда. Последовательные этапы развития эмбриоидов, клеточных и ценоцитных новообразований, возникающих в результате аномального дифференциального митоза микроспоры, схематически показаны на рис. 2. Большей частью аналогом зиготы становится микроспора. Образование первых двух равновеликих ядер будущего зародыша происходит в результате эквационного митоза (рис. 2, *А*, *а*). Однако нередки случаи образования разных по объему и разных по структуре ядер двух первых клеток зародыша (рис. 2, *В*, *а*). Вскоре объемы клеток выравниваются и к моменту второго митоза при окраске в смеси Унна не удается обнаружить морфофизиологические различия между клетками (рис. 2, *В*, *б*).

Второй путь развития эмбриоидов также по существу связан с аномальным течением дифференциального митоза микроспоры. Генеративная клетка оказывается нежизнеспособной и гибнет вскоре после своего возникновения (рис. 2,

---

Рис. 1. Схема вариантов аномалий спорогенеза, развития спаренных и полиспорических пыльцевых зерен.

А: аномалии спорогенеза (нарушения цитокинеза и распада диад, триад и тетрад) (*а*, *б*, *д—ж*, *и*, *к*, *м*, *н* — нарушение цитокинеза при спорогенезе, приводящее к возникновению аномальных диад, триад и тетрад; *в* — нормальный кариокинез и полное отсутствие цитокинеза в спорогенезе; *г*, *з*, *л* — нормальный цитокинез). *Б*: аномальное развитие пыльцевого зерна из нераспавшейся тетрады (*а* — развитие пыльцевого зерна при полной депрессии трех микроспор; *б* — развитие пыльцевого зерна с сохранением одной жизнеспособной микроспоры, полной и неполной депрессии остальных; *в* — один из вариантов развития нераспавшейся тетрады микроспор с образованием только одного аномального пыльцевого зерна с генеративной клеткой). *В*: варианты нормального и абортивного развития спаренных пыльцевых зерен (*а* — спарены нормальное и абортивное пыльцевые зерна, *б* — два нормальных пыльцевых зерна, *в* — развитие нормального пыльцевого зерна при полной депрессии второй микроспоры). *Г*: варианты развития микроспоры с двумя ядрами (*а* — аномальное пыльцевое зерно с двумя ядрами; *б* — абортивное биспорическое пыльцевое зерно; *в*, *г* — развитие фертильного диплоидного пыльцевого зерна в результате слияния двух метафазных пластинок в одну; *д* — вариант развития абортивного спаренного пыльцевого зерна; *е—з* — варианты развития спаренных пыльцевых зерен; *и*, *к* — варианты развития биспорических пыльцевых зерен, содержащих две генеративные клетки и два вегетативных ядра).

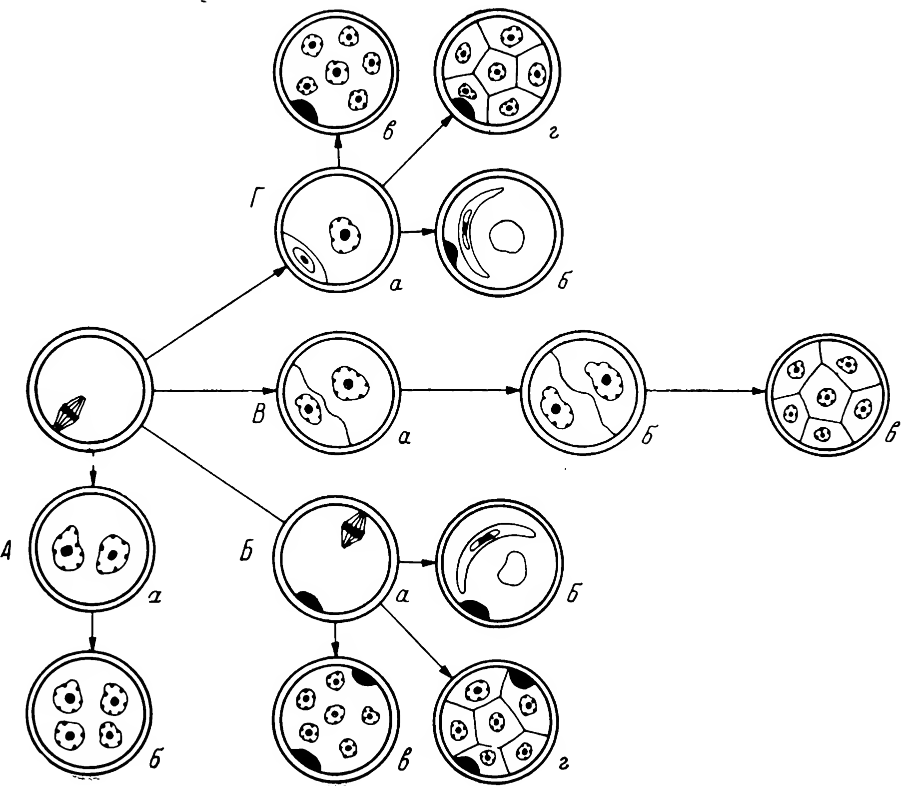


Рис. 2. Схема вариантов развития ценоцитов и клеточных новообразований при аномальном дифференциальном митозе.

А: развитие ценоцита в результате аномального дифференциального митоза (*а* — двуядерная клетка, *б* — четырехъядерная клетка (ценоцит)). *Б*: развитие пыльцевого зерна, клеточного новообразования и ценоцита при аномальном дифференциальном митозе микроспоры в случае гибели генеративной клетки в момент своего возникновения (*а* — второй митоз в случае гибели генеративной клетки в момент своего возникновения; *б* — образование функционирующих вегетативного ядра и генеративной клетки после второго митоза; *в* — ценоцит (развитие ценоцита в результате деления вегетативной клетки в случае гибели генеративных клеток в момент своего возникновения после первого и второго дифференциальных митозов); *г* — многоклеточное новообразование (развитие многоклеточного новообразования в результате деления вегетативной клетки в случае гибели генеративных клеток в момент возникновения после первого и второго дифференциальных митозов). *В*: развитие многоклеточного новообразования в результате аномального дифференциального митоза микроспоры (*а* — двуядерное новообразование (разные по объему ядра и клетки после первого митоза); *б* — двуядерное новообразование (равновеликие по объему ядра и клетки перед вторым митозом); *в* — многоклеточное новообразование). *Г*: развитие пыльцевого зерна, ценоцита и клеточного новообразования при аномальном дифференциальном митозе микроспоры в случае гибели генеративной клетки после своего возникновения (*а* — пыльцевое зерно с генеративной клеткой в состоянии депрессии, *б* — пыльцевое зерно после второго митоза, *в* — ценоцит (развитие ценоцита в результате деления вегетативной клетки в случае гибели генеративной клетки после своего возникновения), *г* — многоклеточное новообразование (развитие многоклеточного новообразования в результате деления вегетативной клетки в случае гибели генеративной клетки после своего возникновения),

Г, *а*). Если генеративная клетка оказывается нежизнеспособной уже в момент своего образования (рис. 2, *Б*, *а*), возникает вторично одноклеточное состояние микроспоры. Прорастание такой «микроспоры» дает начало развитию фертильного пыльцевого зерна, ценоцитного или клеточного новообразования (рис. 2, *Б*, *б—г*).

Развитие эмбриоидов или ценоцитных образований из вегетативной клетки пыльцевого зерна возможно только в тех случаях, когда гибель генеративной клетки происходит в первые 24 ч после ее образования (рис. 2, *Г*, *б—г*). При более поздних сроках гибели генеративной клетки вегетативная клетка теряет способность к делению.

В заключение можно сделать следующие выводы:

1. Показано, что за исключением сорта Суевия, обладающего абсолютной стерильностью, все низкофертильные сорта могут быть использованы в селекционной работе.
2. Созревание пыльцы у канны происходит не в пыльнике, а в условиях влажной камеры бутона за 24 ч до цветения.
3. Максимальная завязываемость семян происходит при использовании пыльцы, взятой за 24 ч до цветения.
4. В массе зрелой пыльцы канн сортотипа Крози обнаружены фертильные полиспорические пыльцевые зерна, содержащие от двух до четырех генеративных клеток. Это создает возможность в случае проникновения такой пыльцевой трубки привнести в зародышевый мешок от четырех до восьми спермиев.
5. Формирование фертильных диплоидных пыльцевых зерен связано с аномалиями мейоза и развития полиспорических пыльцевых зерен.

ЛИТЕРАТУРА

Д и а к о н у П. (1961). Новый метод определения жизнеспособности пыльцы кукурузы. Агробиология, 2. — Н и к и ф о р о в Ю. Л. (1973). Некоторые закономерности развития мужского гаметофита покрытосеменных растений. В кн.: Половой процесс и эмбриогенез растений. Материалы Всес. симп., посвященного 75-летию открытия акад. С. Г. Навашиным двойного оплодотворения у покрытосеменных растений. М. — О с т а п е н к о В. И. (1956). К вопросу об оценке различных способов определения жизнеспособности пыльцы. Бюл. Центр. генет. лаб. им. И. В. Мичурина, 2. — О с т а п е н к о В. И. (1961). Методы определения жизнеспособности и оплодотворяющей способности пыльцы плодовых растений. Тр. Центр. генет. лаб. им. И. В. Мичурина, 7. — П о д д у б н а я - А р н о л ь д и В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., Наука. — П о д д у б н а я - А р н о л ь д и В. А. (1976). Цитоэмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. М., Наука. — Р о м а н о в И. Д. (1971). Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений. В кн.: Проблемы эмбриологии. Киев, Наукова думка. — Р ы б и н В. А. (1962). Применение цитологического метода при селекционной работе с плодовыми. Кишинев, Штиинца. — С м и р н о в А. Г. (1969). Жизнеспособность и оплодотворяющая способность пыльцы различных сортов черной смородины. Тр. Центр. генет. лаб. им. И. В. Мичурина, 10. — Т р а н к о в с к и й Д. А. (1964). Деление первичного ядра и развитие генеративной клетки в пыльцевых зернах у гибридов чины (*Lathyrus*). В кн.: Проблемы современной эмбриологии. Л., ЛГУ. — Ф е о ф и л о в а Г. Ф. (1973). Некоторые биологические особенности канны садовой в условиях Крыма. Автореф. канд. дис. Л. — Ф е т и с о в Г. Г., К р ю к о в а И. С. (1960). Сравнительная оценка некоторых лабораторных методов определения жизнеспособности пыльцы яблони и их практическое значение. Бюл. Центр. генет. лаб. им. И. В. Мичурина, 9, 10. — Ш о л о х о в а В. А., Н и к и ф о р о в Ю. Л. (1973). Влияние высоких температур на развитие пыльцевых зерен маслины. В кн.: Цитогенетические и цитоэмбриологические методы в селекции плодовых и ягодных культур. М., Колос. — D o n a h u e J. W. (1965). History, breeding and cultivation of the Canna. Amer. Hort. Mag., 44, 2. — E r d t m a n G. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy. Stockholm. — J o h r i B. M., K o n a r R. N. (1956). The floral morphology and embryology of *Ficus religiosa* L. Phytomorphology, 6, 2. — K h o s h o o T. N., M u k h e r j e e I. (1970). Genetic-evolutionary studies on cultivated cannas. VI. Origin and evolution of ornamental taxa. Theor. and Appl. Gen., 40, 5. — M a h e s h w a r i P. (1950). An introduction to the embriology of Angiosperms. Delhi. — M ü h l e A. (1909). Das Geschicht der Canna. Deren Geschichte, Cultur und Anzucht im selbstverlasse des Verfassers. Leipzig. — N a i r P. K. (1960). Pollen grains of cultivated plants. I. *Canna* L. J. Ind. Bot. Soc., 39, 3. — P e r s y - L a n c a s t e r S. (1967). The giant-flowered Canna. Ind. Horticult., 12, 1. — P i e c h K. (1928). Zytologische Studien an der Gattung *Scirpus*. Bul. Acad. Polon. Sci., ser. B. — S a i t o K. (1961). Studies on the occurence of polyploidy and its contribution to flower breeding. II. On role of polyploidy in breeding of Cannas. Jap. J. Breeding, 11, 3. — S c h n a r f K. (1929); Embryologie der Angiospermen. Handb. der Pflanzenanatomie,

herausg. K. Linsbauer. II Abt., 2. Teil. Berlin. — T a n a k a N. (1940). Pollen development and additional evidence for the compound chromosome in *Scirpus lacustris* L. Cytologia, 10. — T o k u g a w a Y., K u w a d a V. (1924). Cytology studies on some garden varieties of *Canna*. Jap. J. Bot., 11.

Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 3 VI 1975.

SUMMARY

Data on comparative studies of the pollen of 9 species and 20 varieties of cannas are given. It is noted that except an absolutely sterile variety *Suevia* all the low fertile *Canna* varieties may be used in breeding work. Anomalies of pollen grains in cannas have been considerea.

СООБЩЕНИЯ

УДК 539.22 : 582.765.2 (575.4)

Г. С. Малышева

ДИНАМИКА ВЕРТИКАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ НАДЗЕМНОЙ ЧАСТИ ТРАВОСТОЯ ФИСТАШНИКОВЫХ РЕДКОЛЕСИЙ БАДХЫЗА

G. S. MALYSHEVA. THE DYNAMICS OF THE VERTICAL STRUCTURE OF THE OVERGROUND PART OF THE HERBAGE OF THE BADKHYZ PISTACH—WOODLANDS

Рассматриваются результаты исследований сезонной и погодичной динамики вертикальной структуры надземной части травостоя фисташников. Устанавливается закономерность развития травостоя в процессе динамики растительности. Описывается формирование подъярусов в зависимости от элементов горизонтальной структуры и в разные по погодным условиям годы.

Важнейшим элементом пространственной структуры растительного сообщества является его вертикальное расчленение. В последнее время его изучению уделяется все большее внимание. При исследовании луговых степей европейской части СССР (Голубев, 1965; Семенова-Тян-Шанская, 1966, 1976; Дохман, 1968; Махаева, Голубев, 1970) и пустынных степей Северной Гоби (Попова и др., 1974) вертикальное строение травостоя рассматривается в процессе формирования структуры растительного покрова с попыткой унифицировать некоторые вопросы терминологии.

Слабо исследованными до сих пор остаются среднеазиатские редколесья (Рубцов, 1956), в которых синузии травяного и древесного ярусов существуют независимо друг от друга во времени (Коровин, 1934; Линчевский, 1935; Запрягаева, 1971). Это интересное явление и его недостаточная фитоценотическая изученность (Попов, 1979) и послужили основой для выбора среднеазиатских редколесий из *Pistacia vera* L. в качестве объекта исследований.

Изучение изменения структуры травостоя фисташников явилось частью комплексного исследования фисташниковой формации Бадхыза, проводимого лабораторией растительности аридной зоны Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН).[1] В нашу задачу входило выявление сезонной и погодичной динамики вертикальной структуры надземной части травостоя фисташников, для чего ежегодно в течение 1976—1980 гг. с интервалом в 1—5 дней отмечали фазы развития всех видов сообщества; у доминирующих и обильных видов один раз в десять дней измеряли высоту растений (у 10—15 побегов). Один раз в месяц делали зарисовки вертикальной проекции растений.[2] Работу проводили на профиле 300 м длины и 30 м ширины в трех типах фисташников: 1) фисташник эспарцетово-осоково-мятликовый, 2) фисташник эспарцетово-злаковый, 3) фисташник эспарцетово-мятликово-осоковый.

Фисташники из *Pistacia vera* встречаются на территории СССР на юге Средней Азии, в предгорьях Тянь-Шаня, Памиро-Алая, на хребтах Кугитанг и Бабатаг, а также в Актау, Копетдаге и Бадхызе (Рубцов, 1956). По схеме ботанико-географического районирования Сахаро-Гобийской пустынной области (Лавренко, 1965) территорию произрастания фисташников следует отнести к Южнотурке-

---

[1] Стационар расположен в Бадхызском заповеднике, на кордоне Кепеле (700—800 м над ур. м.) в 140 км на северо-восток от г. Кушка.

[2] Благодарим студенток Чувашского государственного педагогического института им. И. Я. Яковлева И. Н. Ларионову и Г. Г. Кузьмину за помощь при сборе материала.

станской горной провинции Ирано-Туранской подобласти. В пределах провинции они занимают подгорные равнины, низкогорья и нижние части среднегорий (600—1200 м над ур. м.). На подгорных равнинах господствуют эфемероидные сообщества из мятлика (*Poa bulbosa* L. ssp. *nevskii* (Roshev.) Tzvel.) и осоки (*Carex pachystylis* J. Gay). Выше, в низкогорье и среднегорье, фисташники обогащаются гемиэфемероидами из зонтичных (*Ferula badrakema* K.-Pol. и др.). На более сухих участках встречаются эфемероидно-полынные сообщества с господством видов полыни из подрода *Seriphidium* (*Artemisia badhysi* Krasch. et Lincz. ex Poljak., *A. turanica* Krasch.). Все эти сообщества развиваются на супесчаных, легкосуглинистых и каменистых сероземах (Линчевский, 1935; Попов, 1979). В фисташниковой формации некоторые авторы выделяют несколько эколого-топологических вариантов (Рубцов, 1956; Москвина, 1966). Так, нижние предгорные уровни занимает пустынный тип. Он представлен полынно-эфемероидными сообществами. Выше располагается пустынно-степной с полынями и фломисово-ковыльными сообществами. К пустынному типу также относятся и эфемерово-эфемероидные фисташники. Фисташники Бадхыза представлены в основном последним типом сообществ.

Фисташник эспарцетово-осоково-мятликовый занимает северный склон, угол наклона 10—20°, почвы полноразвитые сероземы мощностью 70—120 см. В древесном ярусе[3] — фисташка, деревья отстоят друг от друга в среднем на расстоянии 9 м. Травостой из трех подъярусов распределен равномерно. Подкроновые микрогруппировки чередуются с растительностью межкроновых пространств. Проективное покрытие травяного яруса почти сплошное, оно колеблется в пределах 80—90%. Доминанты межкроновых пространств — *Carex pachystylis*, *Poa bulbosa*, *Onobrychis pulchella* Schrenk. В подкроновых микрогруппировках господствуют *Hordeum distichon* L. и эфемеровое разнотравье. Флористический состав — 68 видов: 32 многолетника и 36 однолетников.

Фисташник эспарцетово-злаковый расположен на пологом южном склоне с господством типичных сероземов, неполноразвитых на песчанике. Мощность почвенного слоя не более 40—50 см. В древесном ярусе деревья фисташки растут на расстоянии 6 м друг от друга. Травостой из трех подъярусов отличается резко выраженной мозаичностью[4] и разреженностью. Проективное покрытие колеблется от 15—60 до 90%. Флористический состав — 89 видов (34 многолетника и 55 однолетников). Доминанты межкроновых пространств *Anisantha sericea* (Drob.) Nevski и *Onobrychis pulchella*, а подкроновых микрогруппировок — *Hordeum distichon*, *Lepyrodiclis holosteoides* (C. A. Mey.) Fenzl и др. Здесь более обильны луковичные, которые почти отсутствуют на северном склоне.

Фисташник эспарцетово-мятликово-осоковый расположен на выровненном платообразном участке между склонами северной и южной экспозиций с господством супесчаных типичных сероземов. Мощность почвенного слоя 70—100 см. На участке отмечается редкое стояние деревьев фисташки — на расстоянии 14 м друг от друга. По флористическому составу это обедненное сообщество — 55 видов: 26 многолетников, 29 однолетников. Проективное покрытие не превышает 70%. В вертикальной структуре выделяются 3 подъяруса. Доминирующие виды — *Carex pachystylis* и *Poa bulbosa*.

Своеобразием климата Бадхыза является неравномерное распределение осадков в течение года: осень — 22.4, зима — 110.4, весна — 118.8, лето — 0 мм. Среднегодовая сумма осадков составляет 290 мм. Налицо два контрастных сезона: летний — сухой и знойный — и осенне-зимне-весенний — сильно увлажненный с благоприятной температурой для роста и развития растений (рис. 1).

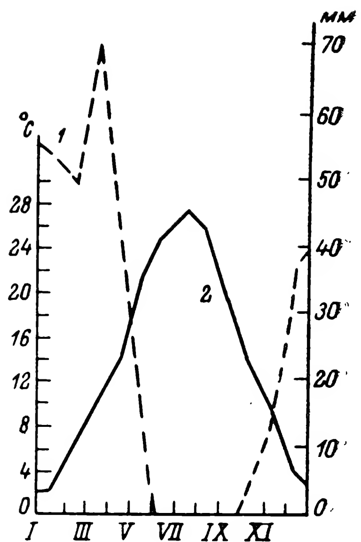
---

[3] При вертикальном расчленении фисташникового сообщества использовали такие структурные единицы, как ярус и подъярус. Ярус, вслед за А. А. Корчагиным (1976), выделялся по биоморфам, а подъярус — по высоте вегетативных и генеративных побегов видов, образующих микрогруппировки. В надземной части фисташников выделяются три яруса: 1 — многоствольные деревья плодового типа (*Pistacia vera*); 2 — травянистые растения (*Carex pachystylis*, *Poa bulbosa* и др., (делится на 3 подъяруса); 3 — мхи и низшие растения — лишайники и водоросли (*Collema minor*, *Dermatocarpon* sp. и др.).

[4] Элементами мозаики являются микрогруппировки (в понимании Корчагина, 1976).

Рис. 1. Климадиаграмма района исследований.

1 — количество осадков (мм, *правая ось ординат*); *2* — температура (°С, *левая ось ординат*).
Температура, °С: среднегодовая — 14.4; максимальная — 42.6, минимальная — —33.



Такая неравномерность в выпадении осадков и устойчивость положительных среднемесячных температур придает климату Бадхыза некоторые черты средиземноморского типа. Для зимы характерна неустойчивость погоды. В отдельные годы (крайне редко) происходит снижение температуры до —33°. Зимой осадки выпадают чаще в виде снега, который держится не более 5—8 дней, так как ложится на почву, имеющую температуру выше 0°. Район фисташников Бадхыза имеет 75% «вегетационных зим» (Бабушкин, 1960), продолжительность периода с температурой воздуха выше 5° составляет 290—320 дней.

Второй не менее важной особенностью климата является значительная погодичная динамика его показателей, особенно осадков, что вызывает чередование сухих и влажных лет. Целесообразнее, вероятно, сказать не «лет», а осенне-весенних периодов «двух лет», следующих друг за другом.

Погодные условия в годы наблюдений (1976—1980 гг.) были различными. Так, 1976 г., по классификации Л. Н. Бабушкина (1960), характеризовался «мокрой» и холодной весной [5] (средняя сумма осадков за март—апрель составила 189 мм, что превысило норму, а средние температуры марта (4.2°) и апреля (13.5°) были ниже нормы).

1976/1977 гидрологический год характеризовался суммой осадков 221.6 мм. Осень 1976 г. была теплой и сухой. Среднемесячная температура в октябре была 13, а в ноябре — 3.7°. В октябре—декабре выпало 21.8 мм осадков (аномально мало), что способствовало осенне-зимней засухе. Зима была холодной (среднемесячная температура января —4.8°, а абсолютный минимум составил —22.9°, весна — умеренно сухой (количество осадков за март и апрель составило 61.9 мм) и теплой (среднемесячная температура марта 11.8, а апреля — 16.2°).

Осенне-весенний период 1977/1978 г. был достаточно влажным (общая сумма осадков — 339.6 мм). За октябрь—ноябрь 1977 г. выпало 58 мм. Однако основные осадки (168.1 мм) наблюдали зимой и весной. Примерно такими же по влагообеспеченности был 1978/1979 г. (391.1 мм). Среднемесячные температуры января в эти годы были положительными.

В 1979/1980 г. после двух влажных лет наблюдалась засуха, вызванная в основном недостаточностью осадков осенью 1979 г. (7.9 мм). В весенний период 1980 г. выпало 82.8 мм. Однако предшествующая осенне-зимняя засуха 1979 г. вызвала дефицит влаги в почве.

Таким образом, в исследуемом периоде влажными были 1976, 1978, 1979 гг., а сухими — 1977 и 1980 гг.

Вертикальное строение травостоя определяется высотой различных структурных частей растений. Степень выраженности вертикальной структуры травостоя в условиях Бадхыза зависит от того, насколько полно представлен флористический состав, а также от обилия видов, определяющих ярусность, их жизнеспособности и прохождения всех фаз вегетативного и генеративного циклов.

Следовательно, становление и разрушение подъярусов должны соответствовать фазам сезонного развития растительности, как на это справедливо указывает В. Н. Голубев (1965). Закономерности формирования подъярусов травостоя в фисташниковых редколесьях имеют свои особенности, обусловленные

[5] Климатические данные приведены по метеостанциям г. Кушка и Кызыл-Джара (на территории Бадхызского заповедника).

феноритмотипическим составом сообществ и эколого-биологическими особенностями видов.

Для годичного цикла развития фисташников Бадхыза мы выделили три фазы вегетации (см. таблицу), которые соответствуют климатическим сезонам Бабушкина (1949).

Развитие травянистых растений в фисташниках Бадхыза во влажные годы (более 250—300 мм осадков), по нашим наблюдениям, начинается в первой половине ноября при сумме осенних (октябрь—ноябрь) осадков не менее 50 мм и среднесуточной температуре воздуха 8—10°. В это время основу надземной массы составляют отмершие остатки растений (ветошь), среди которых единично встречаются зеленые розетки *Artemisia scoparia* Waldst. et Kit. с бурыми плодоносящими побегами и другие растения. Большую роль ветоши в динамике вертикальной структуры травостоя луговых степей отметила А. М. Семенова-Тян-Шанская (1966). В травостоях фисташниковых фитоценозов значение ветоши также велико; в ее формировании и разрушении имеются свои закономерности, что заслуживает самостоятельного изучения. Во влажные годы ветошь обильна, долго сохраняется, имеет четко выраженную вертикальную структуру. Такая ветошь препятствует проникновению осадков в почву и тем самым тормозит процесс прорастания семян. В сухие годы она менее развита, ломкая, легко сдувается и осенью не задерживает осадки.

Фазы вегетации фисташников

	Климатический сезон	Начало и окончание фазы, длительность	Средняя высота растений или ветоши, см	Аспекты травостоя
Становление травостоя и безлистное состояние фисташки	Микротермический влажный с периодическими похолоданиями	Ноябрь—середина марта, 4.5—5 мес.	2—15	Зеленый
Максимальное развитие травостоя и начало развития фисташки	Мезотермический, влажно-теплый	Середина марта—апрель, 1—1.5 мес.	15—50	Зеленый с красными, желтыми и сиреневыми пятнами видов растений из семейств *Papaveraceae* и *Cruciferae*
Усыхание травостоя и полное развитие фисташки	Ксеротермический, засушливый	Май—октябрь, 6 мес.	50—120	Зеленовато-бурый, желтый и соломенный

Первыми, у кого начинается отрастание листьев, являются доминантные виды *Carex pachystylis* и *Poa bulbosa*. Вслед за ними идет распускание листьев у видов рода *Gagea* и прорастание большинства однолетников (*Onobrychis pulchella*, *Anisantha sericea*, *Astragalus rytilobus* Bunge и др.). В результате в ноябре отмечены массовое прорастание большинства однолетников (41 вид) и распускание листьев у 24 видов многолетних растений.

Во второй половине декабря, когда среднесуточная температура воздуха переходит через 5°, начальные ростовые процессы у растений продолжаются, но не столь массово. Так, в фазу становления травостоя фисташникового ценоза (см. таблицу) наблюдается тенденция к максимальной занятости пространства. Покрытие почвы растениями уже значительно. В фисташнике эспарцетово-злаковом оно колеблется в пределах 10—50, в эспарцетово-мятликово-осоковом составляет 50, а в эспарцетово-осоково-мятликовом — 60—70%. Темпы роста растений замедлены. Они образуют приземный травостой, не превышающий 2—4 см. Лишь единичные виды поднимаются до 6—10 см (*Hordeum distichon*, *Anisantha sericea* и др.). Такой травостой сохраняется и в январе. Кратковременное выпадение снега и локальное промерзание почвы вызывают пожелтение кончиков листьев у отдельных видов (*Carex pachystylis*, *Poa bulbosa*, *Ranunculus sewerzowii* Regel и др.). Однако виды рода *Gagea* и *Carex pachystylis*, которые зацвели в декабре, продолжают цвести. Генеративные побеги этих видов растут одновременно с вегетативными.

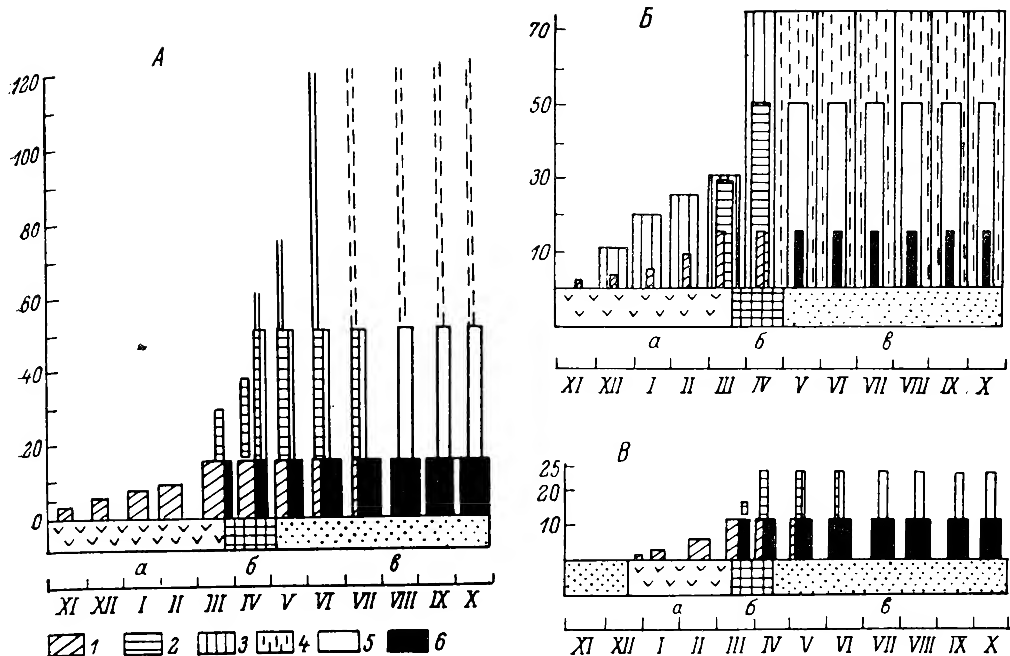


Рис. 2. Сезонная динамика вертикального строения травостоя межкронового пространства (*А*) и подкронового пятна (*Б*) в эспарцетово-осоково-мятликовом фисташнике во влажный год и межкронового пространства в осоково-мятликовом фисташнике в сухой год (*В*).

1—3 — зеленая масса; *4—6* — ветошь. Подъярусы: *1, 6* — III; *2, 5* — II; *3, 4* — I. Ширина столбца в 1 см соответствует проективному покрытию в 100%. *а—б* — фазы сезонного развития фисташников (*а* — становление травостоя и безлистное состояние фисташки, *б* — максимальное развитие травостоя и начало развития фисташки, *в* — усыхание травостоя и полное развитие фисташки). *По оси ординат* — высота растений, см; *по оси абсцисс* — месяцы.

В январе число вегетирующих видов увеличивается до 71 (46 однолетников и 25 многолетников). Общая высота травостоя 4—6 см (рис. 2) с отдельными побегами *Hordeum distichon* до 18—19 см. Покрытие увеличивается на 5—7%.

В течение февраля наблюдается заметный рост у безрозеточных мелкотравных растений, а некоторые из них зацветают (*Holosteum glutinosum* (Bieb.) Fisch. et Mey., *Alyssum parviflorum* Bieb., *Meniocus linifolius* (Steph.) DC. и др.). С началом цветения рост надземных побегов прекращается. Травостой в это время достигает 8—10 см высоты. В конце февраля при переходе среднесуточной температуры воздуха через 5° темпы роста растений усиливаются. Подъем роста отмечается обычно в середине марта, когда среднесуточная температура воздуха приближается к 10°. Известно, что быстрый рост побегов возможен лишь в диапазоне температур 10—20° (Лархер, 1978). В связи с быстрым ростом вегетативных побегов растений в марте общая высота травостоя достигает 10—15 см (рис. 2). Это — максимальная высота низкорослых видов растений, которые имеют приповерхностные корневые системы (0—10 см). В середине марта наблюдается полная сформированность нижнего (III) подъяруса яруса травянистых растений, в составе которого преобладают вегетативные и генеративные побеги *Carex pachystylis* и вегетативные *Poa bulbosa*. Сформированность III подъяруса соответствует окончанию первой фазы вегетации фисташников (рис. 2). Таким образом, в течение 4.5—5 месяцев наблюдается одноярусность травостоя, в котором не столько меняется степень сомкнутости, сколько общая высота.

В конце марта—начале апреля при повышении температур воздуха и переходе их через 15° у розеточных и полурозеточных растений, имеющих корневые системы вертикального типа, проникающие до 1 м и глубже, отрастают генеративные побеги. Они выходят за пределы нижнего подъяруса (III) травостоя и формируют второй. Его доминантами в фисташниках эспарцетово-осоково-мятликовом и эспарцетово-мятликово-осоковом являются *Poa bulbosa* и *Ono-*

brychis pulchella, а в эспарцетово-злаковом — *Onobrychis pulchella* и *Anisantha sericea*. В составе II подъяруса участвуют *Aegilops triuncialis* L., *Erodium ciconium* (L.) L'Hér., *Roemeria refracta* DC. и многие другие. Характерной особенностью большинства перечисленных растений является то, что их вегетативные побеги развиваются раньше генеративных и к началу отрастания последних завершают свой рост. Растения II подъяруса являются весеннецветущими. Максимум их цветения (40 видов в фисташнике эспарцетово-злаковом и 14 в эспарцетово-осоково-мятликовом) в 1978 г. наблюдался 29 марта. Это соответствует фазе максимального развития травостоя и начала развития фисташки (рис. 2). Высота II подъяруса — 15—50 см, он хорошо развит во всех типах фисташников, но сомкнутость его неодинакова. В фисташниках эспарцетово-осоково-мятликовом и эспарцетово-мятликово-осоковом она колеблется в пределах 20—45, а в эспарцетово-злаковом — 10—30%. Становление II подъяруса в отличие от III идет быстро — в течение месяца (рис. 2). Его общий аспект пестрый и яркий, а смена частных происходит быстро — в течение 10 дней. Формирование II подъяруса сопровождается подсыханием и переходом в ветошь видов III подъяруса. Это обусловлено, вероятно, тем, что слой сероземов до 10 см, в котором расположены подземные органы растений III подъяруса, в течение апреля теряет запас доступной влаги (Попов, 1978). На желтом фоне подсыхающего травостоя III подъяруса едва приметна весенне-летняя синузия *Aphanopleura leptoclada* (Aitch. et Hemsl.) Lipsky, хотя и весьма обильного, но мелкого, очень изящного растения. II подъярус травостоя в отличие от III длительно не существует. Слагающие его виды уже во второй половине апреля начинают подсыхать и постепенно переходить в ветошь (рис. 2). Виды весенне-летней синузии (*Psammogeton setifolium* (Boiss.) Boiss., *Scabiosa rhodantha* Kar. et Kir. и др.), входящие во II подъярус, не обильны и зеленый аспект не создают.

При переходе видов II подъяруса в ветошь генеративные побеги полурозеточных многолетних растений (*Delphinium semibarbatum* Bien. ex Boiss., *Camelina sylvestris* Wallr., *Pseudohandelia umbellifera* (Boiss.) Tzvel. и др.) по высоте превышают основной травостой и входят в I подъярус (рис. 2). Период его формирования совпадает с летней фазой вегетации (см. таблицу) — усыхание травостоя и полное развитие фисташки. Розетки видов I подъяруса, прекратив к этому времени рост, находятся почти в засохшем состоянии. Полнота развития подъяруса наблюдается в июне, когда завершается цветение видов, его высота — 50—120 см, а отдельные генеративные побеги *Gypsophila pilosa* Huds., *Muretia oeroilanica* Korov., *Cousinia raddeana* C. Winkl. поднимаются до 140—300 см. Подъярус относительно однороден по составу, его видовая насыщенность не превышает 10—15 видов. Он значительно разрежен, сомкнутость не более 3—5%. Первый подъярус травостоя выражен лишь в мятликовых микрогруппировках и вблизи подкроновых пятен фисташки. В июле генеративные побеги видов I подъяруса засыхают, и с августа по октябрь весь травяной ярус находится в засохшем состоянии за исключением отдельных особей *Artemisia scoparia*, *Heteropappus canescens* (Nees) Novopokr., *Lachnophyllum gossypinum* Bunge и др., которые не образуют сомкнутого травостоя.

Такова сезонная динамика вертикальной структуры надземной части травостоя открытых межкроновых пространств в фисташниках во влажный год.

Подкроновые микрогруппировки имеют различную вертикальную структуру. Под стареющими особями фисташки в микрогруппировках с господством *Hordeum distichon* и *Lepyrodiclis holosteoides* выражены все 3 подъяруса, в осоково-мятликовых микрогруппировках — 2 подъяруса и в осоковых — 1 подъярус. Сезонная динамика структуры травостоя подкроновых пятен носит иной характер, так как в них представлены в основном виды эфемерового разнотравья.

Динамика III подъяруса в подкроновых микрогруппировках такая же, как в межкроновых. Он развивается, начиная с осени, постепенно в течение 5 мес., максимальной высоты (10—15 см) достигает в марте (рис. 2), плотность не более 10—25%. Доминирует *Carex pachystylis*, значительно меньше представлено эфемеровое мелкотравье — *Alyssum parviflorum*, *Meniocus linifolius* и др.

В декабре происходит перестройка в структуре. Побеги *Hordeum distichon* в результате отрастания выходят за пределы III подъяруса и временно образуют II подъярус (рис. 2). В марте при отрастании генеративных побегов и постоян-

ных видов этого подъяруса (*Roemeria refracta*, *Neslia apiculata* Fisch. et Mey., *Bromus danthoniae* Trin., *Nigella integrifolia* Regel и др.) его сомкнутость значительно увеличивается. В первой половине апреля рост генеративных побегов завершается, начинается цветение, формирование II подъяруса завершается, высота его составляет 15—50 см, а сомкнутость — не более 30—40%. В апреле одновременно со II подъярусом формируется первый из видов *Hordeum distichon*, *Lepyrodiclis holosteoides*, *Galium spurium* L. var. *vaillantii* (DC.) Gren. et Godr. и др. (рис. 2). Высота его 60—75 см, сомнутость — 70—100%. Видовое разнообразие больше во II подъярусе, а сомкнутость — в первом. II и I подъярусы длительно не существуют (рис. 2), они слагаются исключительно видами осенне-зимне-весеннего феноритмотипа, поэтому уже в мае подкроновые микрогруппировки имеют желтый выгоревший аспект.

В сухие годы, когда выпадает менее 250 мм осадков, а осенью — менее 50 мм, развитие травянистых растений начинается лишь в декабре в основном за счет отрастания *Carex pachystylis* и *Poa bulbosa*. Так было в сухую и теплую осень 1976 г. Отрицательные температуры января 1977 г. (минимум —22.9°) препятствовали прорастанию однолетних растений. Произошло обеднение флористического состава. Из 97 видов, отмеченных во влажные годы, отросли только 65 (45%), при этом динамика их прорастания была следующей: в декабре — 9 видов (*Carex pachystylis*, *Poa bulbosa*, *Hordeum distichon*, *Bromus danthoniae*, *Anisantha sericea*, *Stipa hohenackerana* Trin. et Rupr., *Erysimum badghysi* (Korsh.) Lipsky ex N. Busch и др.), в январе — 29, а в марте 65 видов растений. Более устойчивыми к засухе оказались однолетники из семейств *Compositae* и *Gramineae*. Из многолетников почти полностью отсутствовали представители сем. *Liliaceae*. У видов *Astragalus barrowianus* Aitch. et Baker, *A. agameticus* Lipsky, *Onobrychis chorassanica* Bunge не все особи возобновили вегетацию. При этом большинство видов имело небольшую численность и из-за угнетенного роста малые размеры и не развивало генеративных побегов. Следует заметить, что в сухие годы фисташник эспарцетово-осоково-мятликовый замещается на осоково-мятликовый, фисташник эспарцетово-злаковый — на злаковый, фисташник эспарцетово-мятликово-осоковый — на мятликово-осоковый. При этом меняется вертикальная структура травостоя. Вместо трех подъярусов формируются два, и оба меньшей высоты. В фазу становления, в декабре—феврале (рис. 2), общая высота травостоя равномерно нарастала от 2 до 6 см. В первой половине марта она достигала 10 см, в пределах высоты нижнего подъяруса. Доминировали вегетативные и генеративные побеги *Carex pachystylis* и прикорневые листья *Poa bulbosa*. Степень сомкнутости подъяруса в фисташнике злаковом не превышала 10—15, в фисташнике осоково-мятликовом — 60, а в фисташнике мятликово-осоковом была около 50%. В апреле в связи с отрастанием генеративных побегов *Poa bulbosa*, *Anisantha sericea* и других видов произошли незначительные изменения в структуре с вычленением верхнего подъяруса в пределах 10—25 см (сомкнутость не более 10%). Дальнейшее увеличение высоты травостоя не происходило (рис. 2) из-за полного отсутствия *Onobrychis pulchella*, *Erodium ciconium*, *Roemeria refracta* и многих других и угнетенного состояния генеративных побегов *Poa bulbosa*, *Anisantha sericea*, *Bromus danthoniae* и др. Виды высокотравья (*Muretia oeroilanica*, *Pseudohandelia umbellifera*, *Eremostachys labiosa* Bunge и др.) находились в стадии розетки и входили в нижний подъярус. Подкроновые микрогруппировки, осоково мятликовые и мятликовые, имели два подъяруса, аналогичных межкроновым пространствам. Ячменные и разнотравно-ячменные микрогруппировки имели разряженный травостой без четко выраженной вертикальной структуры.

Пятилетние исследования показали, что вертикальное строение травостоя в фисташниках Бадхыза меняется как в течение года, так и по годам.

Во влажные годы травостой межкроновых пространств имеет 3 подъяруса, четко дифференцированных во времени и соответствующих фазам вегетации (рис. 2). Нижний (III) подъярус до 15 см высоты состоит в основном из низкорослых видов родов *Gagea*, *Carex* и других, преимущественно имеющих корневые системы в приповерхностном слое почвы (до 10 см) и цветущих в зимний период. В нижний подъярус также входят прикорневые листья растений II и I подъярусов. Сомкнутость его высокая (60—75%).

II подъярус (сомкнутость 20—45%, высота до 50 см) состоит в основном из генеративных побегов *Poa bulbosa*, *Roemeria refracta*, *Papaver pavoninum* Schrenk и др. Эти виды в отличие от растений III подъяруса имеют довольно глубокую корневую систему, проникающую до 100—140 см. Растения II подъяруса являются весеннецветущими.

I подъярус высотой до 120 см сильно разрежен (сомкнутость 3—5%) и представлен исключительно генеративными побегами многолетних трав (*Muretia oeroilanica*, *Cousinia congesta* Bunge, *C. schistoptera* Juz. и др.), цветущих летом. Корневые системы растений этого подъяруса проникают значительно глубже 100 см.

Полная сформированность вертикального строения травостоя межкроновых пространств в фисташниках наблюдается в фазу усыхания травостоя и развития фисташки (июнь).

Травостой подкроновых микрогруппировок характеризуется постепенным расчленением на 3 подъяруса, завершающимся в фазе максимального развития (апрель). Во всех подъярусах господствуют преимущественно однолетние растения с весенним периодом цветения.

В сухие годы вертикальное сложение травостоя межкроновых пространств более простое — 2 подъяруса значительно меньшей высоты. В подкроновых микрогруппировках вертикальное строение не выражено из-за небольшой высоты растений и малой численности особей.

Таким образом, вертикальная структура травостоя фисташников неодинакова в различных элементах горизонтальной структуры сообществ и меняется в зависимости от погодных условий разных лет.

ЛИТЕРАТУРА

Бабушкин Л. Н. (1949). Температура и осадки зимнего периода в равнинной части Узбекистана. Тр. Ташкент. геофиз. обсерв., 1 (2). Л., Гидрометиздат. — Бабушкин Л. Н. (1960). Агроклиматическое районирование хлопковой зоны Средней Азии. Л., Гидрометиздат. — Голубев В. Н. (1965). Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М., Наука. — Дохман Г. И. (1968). Лесостепь Европейской части СССР. М., Наука. — Запрягаева В. И. (1971). Ксерофильное редколесье (шибляк) и особенности его сезонного развития. В кн.: Флора и растительность ущелья р. Варзоб. Л., Наука. — Коровин Е. П. (1934). Растительность Средней Азии. М.; Ташкент, САОГИЗ. — Корчагин А. А. (1976). Строение растительных сообществ. В кн.: Полевая геоботаника, 5. Л., Наука. — Лавренко Е. М. (1965). Провинциальное разделение Центральноазиатской и Ирано-Туранской подобластей Афро-Азиатской пустынной области. Бот. ж., 50, 1. — Лархер В. (1978). Экология растений. М., Мир. — Линчевский И. А. (1935). Растительность Бадхыза. В кн.: Растительные ресурсы ТССР, 1. Л., Изд. ВАСХНИЛ. — Махаева Л. В., Голубев В. Н. (1970). О структуре растительности нагорной луговой степи Крымской яйлы. В кн.: Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимир, Изд. МП РСФСР, Владимир. гос. пед. инст. — Москвина Э. И. (1966). Фисташники Ферганского и Чаткальского хребтов. Тр. Ташкент. гос. унив., сер. биол. и почвовед., 283. Ташкент, Фан. — Попов К. П. (1978). Происхождение росы и роль конденсации влаги в полосе сероземов на юге Средней Азии. В кн.: Проблемы освоения пустынь, 2. Ашхабад, Ылым. — Попов К. П. (1979). Фисташка в Средней Азии. Ашхабад, Ылым. — Попова Т. А., Борисова И. В., Санжид Ж. (1974). Сезонная и разногодичная динамика строения травостоя в пустынных степях Северной Гоби. В кн.: Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. Л., Наука. — Рубцов Н. И. (1956). Ксерофильные редколесья, нагорные ксерофиты и субтропические степи. В кн.: Растительный покров СССР, 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1966). Динамика степной растительности. Л., Наука. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1976). О сезонном развитии травостоев луговых степей и остепненных лугов. Бот. ж., 61, 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 XII 1980.

УДК 581.9 (571.651)

Т. М. Заславская (Королева)

ИЗУЧЕНИЕ ФЛОРЫ АНЮЙСКОГО НАГОРЬЯ (ЗАПАДНАЯ ЧУКОТКА)

T. M. ZASLAVSKAYA (KOROLEVA). THE STUDY OF THE FLORA OF THE ANYUY PLATEAU (WESTERN CHUKOTKA)

Излагаются основные результаты[1] изучения флоры тундровой части Анюйского нагорья, насчитывающей 583 вида и подвида сосудистых растений. Приводятся данные о численности и структуре 26 конкретных флор, обследованных на территории нагорья. Обсуждаются характерные особенности флоры района.

До 1967 г. в ботанической литературе отсутствовали какие-либо сведения о флоре Анюйского нагорья. В гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) хранились лишь немногочисленные разрозненные коллекции: в основном сборы землеустроительных экспедиций. В 1964 г. сотрудники лаборатории Крайнего Севера БИНа в этом районе начали флористические и ботанико-географические исследования, продолженные в 1966—1968 гг., а с 1970 г. работы ведутся без перерывов. С 1973 г. в этих исследованиях принимает участие и автор; мною систематизирован и обработан весь собранный в Анюйском нагорье гербарий (более 10 тыс. листов), составлены каталоги и карты распространения в Анюйском нагорье 583 вида и подвида, проведены сравнительные анализы флоры тундровой части нагорья и всех конкретных флор изученных на этой территории. Пользуясь случаем, считаю своим приятным долгом поблагодарить за помощь в определении ряда критических групп изученной флоры сотрудников БИНа В. В. Петровского, Н. Н. Цвелева, Т. В. Егорову, Б. А. Юрцева, А. А. Коробкова, Ю. Д. Гусева, О. В. Ребристую.

В настоящее время Анюйское нагорье является одним из наиболее обследованных во флористическом отношении районов Северо-Востока СССР. Определенные этапы ботанического изучения этого района нашли отражение в публикациях последних лет (Юрцев, 1967, 1970, 1973, 1974; Юрцев и др., 1973, 1979; Юрцев, Галанин и др., 1975; Юрцев, Петровский и др., 1975; Петровский, Королева, 1975, 1979, 1980), в которых приводятся и перечни коллекторов и сроки их работ. Сейчас уже могут быть подведены некоторые итоги в изучении флоры Анюйского нагорья.

Анюйское нагорье расположено севернее Полярного круга между низовьями р. Колымы на западе и Чаунской губой и Анадырским нагорьем на востоке. В северной части эта территория представляет собой в основном низкогорья с высотами от 200 до 1000 м над ур. м.,[2] на фоне которых выделяются несколько крупных горных поднятий с высотами от 1000 до 1853 м (Люпвеемский массив, Аттыквеемская гряда, Пырканайский кряж, Раучуанский хребет, Чуванские горы, Илирнейский кряж). Максимальные высотные отметки имеют: гора Двух Цирков — 1853, и гора Ледниковая — 1775 м. Южнее р. Малый Анюй в Анюйском нагорье преобладает среднегорный рельеф с высотами более 1000 м с большим количеством горных хребтов, самый мощный из которых — Анюйский.

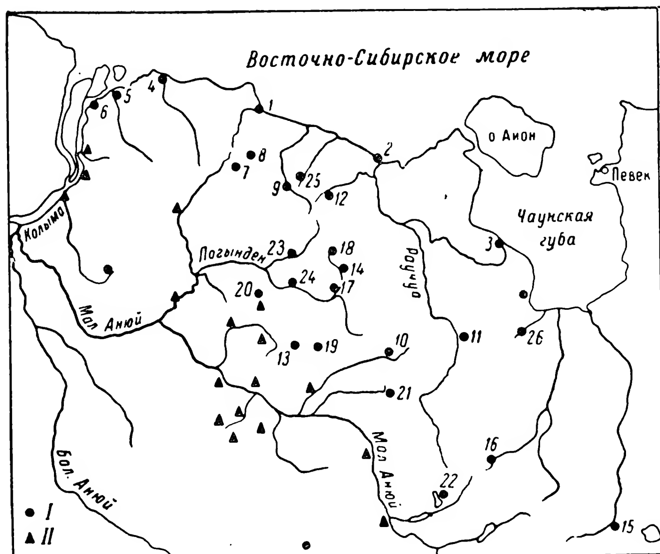
На востоке Анюйское нагорье окаймляет Раучуа-Чаунская низменность, на западе — Анюйская и Колымская низменности. Горные поднятия Анюйского нагорья прорезаны обширной сетью широких речных долин; по некоторым из них лиственничные редколесья заходят далеко на север.

Климат района континентальный, с продолжительной суровой зимой (средние температуры января —30—36° С) и коротким относительно теплым летом (температуры июля от +4—6 на побережье до +13° С в гольцово-таежных районах); в значительной степени он определяется близостью Северного Ледовитого океана. Характерны значительные суточные и годовые колебания температуры воздуха. Снежный покров устанавливается в середине—конце сентября, а сходит в первой половине июня. Годовое количество осадков колеб-

---

[1] Расширенный вариант доклада, сделанного на V конференции молодых специалистов БИНа 17 IV 1980.

[2] Здесь и далее все высоты даны над уровнем моря.



Картосхема расположения исследованных пунктов в Анюйском нагорье.

I — пункты, расположенные в тундровой части Анюйского нагорья; *II* — пункты, расположенные в гольцово-таежной части Анюйского нагорья. *1* — р. Крестовая, устье; *2* — р. Раучуа, устье; *3* — гора Наглейнын; *4* — р. Медвежка, устье; *5* — р. Сухарная, устье; *6* — мыс Крутая Дресва; *7* — ручей Орлиный; *8* — р. Каниливеем; *9* — р. Кытеп-Гуйтеньрывеем, верховья; *10* — р. Большой Кепервеем, верховья; *11* — пос. Бараниха; *12* — р. Ергувеем, верховья; *13* — р. Энмынвеем; *14* — ручей Ягодный; *15* — р. Угаткын, верховья; *16* — р. Левый Яракваам, верховья; *17* — гора Дуга; *18* — ручей Проходной; *19* — пос. Безымянный; *20* — р. Кикуквеем, верховья; *21* — р. Малый Кепервеем, верховья; *22* — оз. Верхний Илирней; *23* — р. Люпвеем, среднее течение; *24* — р. Янрамкываам, устье; *25* — р. Милькера, верховья; *26* — р. Пинейвеем, среднее течение.

лется от 170 до 240 мм (максимум — в таежных районах), основное их количество выпадает в теплое время года.[3] Значительное влияние на жизнь растений оказывает преобладание в теплое время года сильных холодных ветров северных румбов, несущих туманы, иногда снег и град. Только под защитой горных поднятий, протянувшихся от устья р. Колымы к верховьям рек Большого и Малого Анюев, лиственничные редколесья смогли «пройти» далеко на север.

Наши исследования проводились в основном в тундровой части Анюйского нагорья и на прилегающих равнинах (севернее долины р. Малый Анюй) методом конкретных флор, предложенным А. И. Толмачевым (1932, 1974). Всего мы посетили 48 пунктов, из них 29 в тундровой части (где выявлено 26 конкретных флор) и 19 пунктов в гольцово-таежных районах (см. рисунок). Исследования охватили территорию приблизительно в 78 000 км². Материалы по флорам тундровой части Анюйского нагорья обработаны и проанализированы, некоторые результаты их обработки представлены в табл. 1—4.

Б. А. Юрцев (1974) относит территорию тундровой части Анюйского нагорья к Чукотской провинции Арктической флористической области. Собранные и изученные нами материалы согласуются с такой трактовкой места этого района во флористическом районировании.

Флора этой территории насчитывает 583 вида и подвида (из них 14 подвидов), относящихся к 58 семействам и 188 родам. Общая численность видов исследованной территории относительно высокая, что присуще многим флористическим районам Чукотской провинции: так, флора всей Чукотской провинции насчитывает 916 видов и подвидов (Юрцев и др., 1979), флора Южно-Чукотской подпровинции (по двухлетним данным) — 558 видов и подвидов (Юрцев, 1978). Для сравнения можно отметить, что флора всей Гренландии насчитывает около 550 видов, флора арктической Якутии — около 500 (Толмачев, 1974).

Систематическая структура флоры Анюйского нагорья соответствует структуре флор других районов Арктики, но имеет некоторое своеобразие. Соотношение однодольных и двудольных представлено как 1 : 2.4 (165 видов

[3] Климатические данные приводятся по «Прикладному климатологическому справочнику Северо-Востока СССР» (Магадан, 1960).

однодольных и 400 видов двудольных), что и ранее отмечалось во флорах арктических районов (Толмачев, 1974). 10 ведущих (наиболее богатых видами) семейств насчитывают 411 видов, или 70.5%, а первые 5 семейств включают почти половину всей флоры — 45.9% (табл. 1). Необычно богато представлено сем. *Rosaceae*, занимающее по численности шестое место в общей флоре (38 видов и подвидов), а в отдельных конкретных флорах это семейство занимает четвертое и даже третье места (например, флора ручья Ягодного, где *Rosaceae* и *Cyperaceae* делят 3—4 места). Вероятно, это является региональной особенностью флоры Анюйского нагорья.

Анализ флоры показал, что наиболее представительны по количеству родов семейства *Gramineae* — 20, *Cruciferae* — 16, *Compositae* — 15, *Caryophyllaceae* — 12, *Ranunculaceae* — 11, *Rosaceae* — 10, *Ericaceae* — 9. Остальные семейства имеют в основном от 1 до 5 родов, причем семейств, представленных 1 родом, насчитывается 26, или 45.6%, а представленных одним родом и одним видом — 16, или 28%.

Наибольшее число видов содержат следующие роды

Carex	— 42	*Poa*	— 14
Salix	— 25	*Pedicularis*	— 14
Draba	— 23	*Oxytropis*	— 12
Saxifraga	— 20	*Stellaria*	— 11
Potentilla	— 19	*Artemisia*	— 10
Ranunculus	— 17	*Festuca*	— 10

Географический анализ флоры тундровой части Анюйского нагорья проведен на основе разработанной в группе растительности Крайнего Севера БИНа под руководством Б. А. Юрцева системы географических элементов флоры Чукотки (Юрцев и др., 1979). Ниже приводится перечень основных географических элементов флоры и их условные обозначения, используемые в статье:

Долготные группы

Циркумполярная (включает и почти циркумполярные виды)	Ц (пЦ)
Евразиатская	Е
Сибирская	С
Восточносибирская	ВС
Чукотская (включает и чукотско-охотские виды)	Ч
Сибирско-западноамериканская	С-ЗА
Евразиатско-западноамериканская	Е-ЗА
Чукотско-американская	Ч-А
Восточносибирско-американская	ВС-А
Чукотско-американско-европейская	Ч-А-Ев
Чукотско-западноамериканская	Ч-ЗА
Восточносибирско-западноамериканская	ВС-ЗА
Сибирско-американская	С-А
Амфиокеаническая	А-О

Широтные группы

Арктическая	А
Арктоальпийская	А-АЛ
Гипоарктическая	ГА
Гипоаркто-монтанная	ГА-М
Аркто-бореальная (включая аркто-бореально-монтанные виды)	А-Б
Бореальная	Б

Анализ широтных элементов (табл. 2—4) выявил доминирующую роль во флоре арктических и арктоальпийских видов — 48.5%, что позволяет считать флору тундровой части Анюйского нагорья в целом умеренно арктической.

Соотношение долготных географических элементов показало значительную самобытность флоры Анюйского нагорья. Привлекает внимание очень малая доля циркумполярных видов — 29.1%. Для сравнения: во флоре востока Большеземельской тундры эта группа составляет 41.5% (Ребристая, 1977), во флоре о. Врангеля — 39.4% (Петровский, 1978). Интересно, что более половины циркумполярной группы — 52.3% — составляют горные (главным

ТАБЛИ

Систематическая структура флор тундровой части Анюйского нагорья (по

№ п./п.	Семейство	Флора в целом	Конкретные											
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	*Gramineae*	79	21	26	27	51	29	37	34	38	38	29	47	33
2	*Cyperaceae*	55	10	12	21	22	15	22	27	26	25	28	34	33
3	*Compositae*	51	8	13	21	22	23	17	26	26	29	25	37	28
4	*Cruciferae*	44	15	11	16	22	16	13	16	20	20	18	23	24
5	*Caryophyllaceae*	39	9	10	16	20	14	14	16	20	19	17	24	18
6	*Rosaceae*	38	(3)	(6)	12	14	9	10	21	19	21	16	19	19
7	*Ranunculaceae*	32	12	14	15	17	11	15	19	17	17	17	20	14
8	*Salicaceae*	27	6	7	11	18	14	13	13	12	18	16	19	17
9	*Saxifragaceae*	23	9	8	10	13	9	8	13	12	17	16	14	20
10	*Leguminosae*	23	(4)	(5)	(6)	(6)	(6)	(6)	10	9	(10)	10	(9)	12
11	*Scrophulariaceae*	(17)	5	10	8	(8)	10	9	(7)	(6)	(7)	(7)	13	(9)
12	*Juncaceae*	(16)	(3)	(5)	(7)	(5)	(6)	(7)	(9)	(8)	11	(9)	(9)	(9)
13	*Polygonaceae*	(14)	6	7	(7)	9	(7)	(8)	(7)	(8)	(8)	(5)	(8)	(6)
	Всего в 10 семействах:	411	101	118	157	208	150	158	195	199	215	192	250	218
1	*Gramineae*	13.6	15.8	15.4	12.5	18.6	14.1	15.4	12.6	13.7	12.7	11.0	13.2	11.3
2	*Cyperaceae*	9.4	7.5	7.1	9.7	8.0	7.3	9.2	10.0	9.4	8.3	10.6	9.5	11.3
3	*Compositae*	8.7	6.0	7.7	9.7	8.0	11.2	7.1	9.7	9.4	9.7	9.6	10.4	9.6
4	*Cruciferae*	7.5	11.3	6.5	7.4	8.0	7.8	5.4	6.0	7.2	6.7	6.8	6.5	8.2
5	*Caryophyllaceae*	6.7	6.8	5.9	7.4	7.3	6.8	5.8	6.0	7.2	6.3	6.4	6.7	6.1
6	*Rosaceae*	6.5	(2.2)	(3.5)	5.6	5.2	4.4	4.2	7.8	6.8	7.0	6.1	5.3	6.4
7	*Ranunculaceae*	5.5	9.0	8.4	6.9	6.2	5.5	6.2	7.1	6.1	5.7	6.4	5.6	4.8
8	*Salicaceae*	4.6	4.5	4.1	5.2	6.6	6.8	5.4	4.8	4.3	6.0	6.1	5.3	5.8
9	*Saxifragaceae*	3.9	6.8	4.7	4.6	4.7	4.4	3.3	4.8	4.3	5.7	6.1	3.9	6.8
10	*Leguminosae*	3.9	(3.0)	(2.9)	(2.8)	(2.2)	(2.9)	(2.5)	3.7	3.2	(3.3)	3.8	(2.5)	4.1
11	*Scrophulariaceae*	(2.9)	3.7	5.9	3.7	(2.9)	4.9	3.8	(2.6)	(2.2)	(2.3)	(2.6)	3.7	(3.1
12	*Juncaceae*	(2.7)	(2.2)	(2.9)	(3.2)	(1.8)	(2.9)	(2.9)	(3.3)	(2.9)	3.7	(3.4)	(2.5)	(3.1
13	*Polygonaceae*	(2.4)	4.5	4.1	(3.2)	3.3	(3.4)	(3.3)	(2.6)	(2.9)	(2.7)	(1.9)	(2.2)	(2.0
	Всего в 10 семействах:	70.3	75.9	69.8	72.7	75.9	73.2	65.8	72.6	71.6	71.8	72.9	70.1	74.4

Примечание. Здесь и в табл. 2 и 3 номера конкретных флор соответствуют номерам пунктов,

образом арктоальпийские и гипоаркто-монтанные) виды, тогда как обычно в материковых флорах арктического типа в этой группе преобладают равнинные виды (табл. 4). Среди других долготно-географических групп наиболее многочисленны восточносибирские виды — 66 (более 11%), восточносибирско-западноамериканские — 47 (более 8%) и чукотские — 46 (около 8%). Присутствие чукотской группы резко отличает флору Анюйского нагорья от флор более западных районов. Основу этой группы образуют эндемики и субэндемики Колымско-Чукотской горной области, среди которых следует назвать 15 видов: *Roegneria nepliana*, *Arenaria tschuktschorum*, *Trollius chartosepalus*, *Ranunculus punctatus*, *Papaver anjuicum*, *P. paucistaminum*, *P. microcarpum* ssp. *microcarpum*, *Cardamine hyperborea*, *Saxifraga grandipetala*, *Potentilla anachoretica*, *Astragalus kolymensis*, *Oxytropis ochotensis*, *O. semiglobosa*, *Eritrichium tschuktschorum*, *Taraxacum albescens*. В ее состав входят и узколокальные эндемики, найденные пока только в Анюйском нагорье: *Artemisia flava* и ряд новых видов родов *Oxytropis*, *Papaver*, *Potentilla*, описания которых подготовлены к опубликованию.

На территории Анюйского нагорья проходят границы ареалов целого ряда видов: западные и северо-западные — *Puccinellia wrightii*, *Carex membranacea*, *C. scirpoidea*, *Luzula unalaschkensis*, *Salix phlebophylla*, *Minuartia obtusiloba* s. l., *Silene acaulis*, *Gastrolychnis macrosperma*, *Trollius membranostylis*, *Beckwithia chamissonis*, *Draba palanderana*, *Saxifraga calycina*, *S. eschscholtzii*, *Chrysosplenium wrightii*, *Potentilla chamissonis*, *P. rubricaulis*, *Oxytropis maydelliana*, *Loiseleuria procumbens*, *Phyllodoce caerulea*, *Primula tschuktschorum*, *Eritrichium aretioides*, *Campanula uniflora*, *Castilleja yukonis*, *Senecio frigidus*, *Taraxacum soczavae* и др.; восточные и северо-восточные — *Puccinellia vaginata*, *Carex trautvetterana*, *Papaver nivale* s. l.,

ЦА 1

количеству видов—верхняя часть таблицы, в процентах — нижняя часть)

флоры

13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
24	38	25	28	36	38	20	23	32	33	31	33	25	16
26	19	22	26	31	32	20	24	23	36	39	29	24	13
19	28	25	27	29	29	23	27	29	28	29	27	21	13
14	18	9	21	18	26	14	13	18	15	23	17	18	7
15	16	17	19	18	21	15	16	18	21	22	18	15	12
15	19	13	18	17	21	14	14	22	17	22	17	14	10
12	15	12	15	16	18	9	15	15	14	16	14	9	7
16	17	15	13	16	15	12	16	20	17	17	18	14	9
12	13	13	18	11	16	13	15	15	16	13	13	10	(4)
(5)	11	(7)	11	12	15	(6)	11	11	13	14	11	(6)	7
(7)	(9)	(6)	(7)	(9)	(8)	(7)	(11)	(7)	(10)	(10)	(9)	7	8
9	(8)	9	(9)	(10)	(8)	9	(10)	(7)	(8)	(11)	(8)	(5)	(3)
(4)	(8)	(6)	(6)	(5)	(7)	(5)	(5)	(6)	(6)	(5)	(8)	(5)	(5)
162	194	160	196	204	231	149	174	203	210	226	197	157	102
10.3	14.6	11.1	10.2	12.5	12.3	9.7	8.9	11.3	11.0	9.6	11.4	11.4	10.4
11.2	7.3	9.7	9.5	10.8	10.4	9.7	9.3	8.2	12.0	12.1	10.0	10.9	8.4
8.2	10.7	11.1	9.8	10.1	9.4	11.1	10.5	10.2	9.3	9.0	9.3	9.5	8.4
6.0	6.9	4.0	7.6	6.2	8.4	6.8	5.0	6.3	5.0	7.2	5.9	8.2	4.5
6.5	6.1	7.5	6.9	6.2	6.8	7.2	6.2	6.3	7.0	6.8	6.3	6.8	7.8
6.5	7.3	5.8	6.6	5.8	6.8	6.8	5.4	7.7	5.6	6.8	5.9	6.4	6.5
5.2	5.7	5.3	5.5	5.6	5.8	4.3	5.8	5.3	4.7	5.0	4.8	4.1	4.5
6.9	6.5	6.5	4.7	5.6	4.8	5.8	6.2	7.0	5.6	5.4	6.3	6.4	5.8
5.2	5.0	5.8	6.6	3.8	5.3	6.3	5.8	5.3	5.3	4.0	4.5	4.5	(2.6)
(2.2)	4.2	(3.1)	4.0	4.2	4.8	(2.9)	4.3	3.9	4.3	4.3	3.8	(2.7)	4.5
(3.0)	(3.4)	(2.7)	(2.5)	(3.1)	(2.6)	(3.4)	(4.3)	(2.5)	(3.3)	(3.1)	(3.1)	3.2	5.2
3.8	(3.1)	4.0	(3.3)	(3.5)	(2.6)	4.3	(3.9)	(2.5)	(2.2)	(3.4)	(2.8)	(2.3)	(1.9)
(1.7)	(3.1)	(2.7)	(2.2)	(1.7)	(2.3)	(2.4)	(1.9)	(2.1)	(2.0)	(1.6)	(2.4)	(2,5)	(2.6)
69.8	74.3	70.8	71.4	70.8	74.8	74.0	67.4	71.5	69.8	70.2	68.2	71.4	66.0

указанных на рисунке.

Smelowskia alba, *Erysimum hieracifolium*, *Thlaspi cochleariforme*, *Potentilla jacutica*, *P. nudicaulis*, *Spiraea salicifolia*, *Astragalus inopinatus* ssp. *oreogenus*, *Hedysarum dasycarpum*, *Phlox sibirica*, *Campanula langsdorffiana*, *Saussurea schanginiana* и др.

В Анюйском нагорье проходят северные границы распространения многих бореальных и гипоарктических видов: *Agrostis anadyrensis*, *Helictotrichon dahuricum*, *H. krylovii*, *Poa radulaeformis*, *Carex tenuiflora*, *C. norvegica*, *C. curta*, *C. bonanzensis*, *Allium strictum*, *Salix schwerinii*, *S. bebbiana*, *Betula middendorffii*, *B. extremiorientalis*, *Stellaria dahurica*, *S. peduncularis*, *Pulsatilla davurica*, *Ranunculus reptans*, *Alyssum obovatum*, *Oxytropis schmorgunoviae*, *Astragalus frigidus*, *Vicia macrantha*, *Rhododendron aureum*, *Gentiana barbata*, *Leontopodium kurilense*, *Artemisia laciniatiformis* и др.

В разных частях Анюйского нагорья изолированно встречаются виды, для которых эти небольшие участки нагорья явились, по-видимому, убежищем во время резких перемен климата на северо-востоке Азии, например: *Cryptogramma stelleri*, *Festuca baffinensis*, *Puccinellia wrightii*, *Kobresia sibirica*, *Carex atrofusca*, *C. krausei*, *C. macrogyna*, *Claytonia arctica*, *Braya humilis*, *B. purpurascens*, *Draba alpina*, *D. crassifolia*, *D. barbata*, *Dryas integrifolia*, *D. grandis*, *Smelowskia alba*, *Saxifraga oppositifolia*, *Chrysosplenium wrightii*, *Potentilla vahliana*, *P. rubricaulis*, *Pedicularis hirsuta*, *Phlox sibirica*, *Artemisia arctisibirica*, *A. laciniatiformis*, *Senecio jacuticus*, *Taraxacum hyparcticum*, *T. phymatocarpum*.

Таким образом, своеобразие изучаемой флоры выражается в сравнительно небольшой для флор арктического типа доле циркумполярных видов, в заметном преобладании среди нециркумполярных элементов видов амфиберингийского (в широком смысле) распространения, т. е. общих для Евразии и Америки (244 таксона, или 41.9%), среди которых наиболее многочисленны восточноси-

ТАБЛИ

Соотношение географических групп во флорах тунд

Географические группы	Флора в целом	Конкретные											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
													Долготные
Ц и пЦ	170	57	70	85	103	78	98	88	94	103	91	124	96
Е	35	4	6	4	12	7	6	12	11	8	7	17	8
С	23	2	4	7	9	6	16	11	14	10	8	12	10
ВС	66	5	8	16	26	17	23	23	23	29	23	36	24
Ч	46	4	5	11	11	5	9	17	14	16	12	17	13
С-ЗА	29	11	11	18	18	17	12	20	18	17	19	21	18
Е-ЗА	29	12	15	17	16	18	16	20	21	22	19	24	17
Ч-А	18	2	9	4	8	2	2	2	2	3	4	5	6
ВС-А	26	3	4	5	7	9	12	7	8	12	11	15	12
Ч-А-Ев	21	2	2	5	4	2	5	4	6	6	7	6	10
Ч-ЗА	39	7	8	11	18	10	9	18	19	25	20	22	25
ВС-ЗА	47	14	16	19	24	19	16	29	26	31	27	31	32
С-А	27	8	9	14	15	15	16	18	22	18	16	23	21
А-О	7	2	2	—	3	—	—	—	—	—	—	2	1
Всего	583	133	169	216	274	205	240	269	278	300	264	355	293
													Широтные
А	88	29	27	18	41	15	12	21	21	23	18	22	26
А-АЛ	195	59	68	96	102	80	69	120	125	138	127	130	145
А+А-АЛ	283	88	95	114	143	95	81	141	146	161	145	152	171
ГА	73	23	32	32	47	36	41	33	34	35	31	44	36
ГА-М	73	13	18	29	33	32	38	43	45	48	39	58	43
ГА+ГА-М	146	36	50	61	80	68	79	76	79	83	70	102	79
А-Б	82	9	20	38	40	30	47	44	44	46	43	68	38
Б	72	—	4	3	11	12	33	8	9	10	6	33	5
А-В+Б	154	9	24	41	51	42	80	52	53	56	49	101	43
Всего	583	133	169	216	274	205	240	269	278	300	264	355	293

бирско-западноамериканские (47) и чукотско-западноамериканские (39), и в наличии обширной группы видов, не переходящих в Америку, включающей в основном восточносибирские (66), сибирские (23) и чукотские (46) таксоны. Географический анализ каждой из 26 конкретных флор еще сильнее подчеркивает основные специфические черты всей флоры тундровой части Анюйского нагорья. В табл. 3 хорошо заметно доминирование среди нециркумполярных групп восточносибирско-западноамериканских видов и всей амфиберингийской фракции во флорах, удаленных от границы леса, а восточносибирских видов и евразиатской фракции — в пограничных с горнотаежными районами. Очень показательно то, что максимальные числа чукотско-западноамериканских видов отмечены во флорах наиболее высокогорных частей нагорья, в которых встречается и наибольшее число чукотских. Интересно, что чукотская группа, по численности видов занимающая среди нециркумполярных групп третье место во флоре нагорья в целом, ни в одной из конкретных флор не занимает такого высокого положения (обычно 6—10 места), что объясняется, вероятно, локальной встречаемостью многих чукотских таксонов. В большинстве конкретных флор на третье место по численности выходят чукотско-западноамериканские, евразиатско-западноамериканские и сибирско-западноамериканские виды, которые более равномерно расселились в Анюйском нагорье. В равнинных флорах второе и третье места занимают евразиатско-западноамериканские и сибирско-западноамериканские элементы, что можно объяснить приуроченностью многих из них к равнинным местообитаниям (табл. 4).

Видовое богатство в конкретных флорах широко варьирует от 135 до 355 видов и подвидов. Можно выделить 3 основные категории факторов, определяю-

ЦА 2

ровой части Анюйского нагорья (по количеству видов)

флоры													
13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
группы													
74	85	72	94	96	99	64	**82**	**89**	106	106	97	77	43
5	10	9	6	12	10	6	**10**	**10**	10	9	9	6	3
6	8	5	10	10	13	8	**11**	**13**	12	10	10	13	7
26	21	19	26	28	27	22	**31**	**36**	36	36	35	19	22
14	18	11	14	15	19	8	**15**	**11**	15	17	13	9	11
14	18	15	17	19	20	14	**15**	**18**	16	20	17	14	10
15	20	16	19	21	19	14	**19**	**21**	15	22	20	17	18
1	3	3	6	4	6	3	**1**	**3**	4	9	4	1	2
12	6	9	12	7	13	6	**10**	**11**	16	16	14	11	5
4	4	7	5	8	7	3	**4**	**6**	8	7	10	3	1
16	23	20	22	18	26	18	**19**	**21**	19	19	15	11	7
27	26	26	27	29	29	27	**25**	**28**	27	30	26	24	13
18	19	13	17	20	20	14	**16**	**16**	16	21	18	15	12
—	—	1	—	1	1	—	—	**1**	1	—	1	—	—
232	261	226	275	288	309	207	**258**	**284**	301	322	289	220	154
группы													
10	21	14	19	22	31	9	13	18	19	28	13	11	9
101	120	111	130	128	153	105	106	124	114	127	115	89	55
111	141	125	149	150	184	114	119	142	133	155	128	100	64
32	34	29	30	31	34	26	31	30	41	40	38	31	24
41	42	42	46	51	44	33	44	44	52	58	49	41	28
73	76	71	76	82	78	59	75	74	93	98	87	72	52
37	38	29	46	46	43	27	48	51	53	52	53	43	35
11	6	1	4	10	4	7	16	17	22	17	21	5	3
48	44	30	50	56	47	34	64	68	75	69	74	48	38
232	261	226	275	288	309	207	258	284	301	322	289	220	154

щих состав и богатство конкретных флор в Анюйском нагорье: а) климатические — особенности местного климата; б) орографические — характер рельефа территории конкретной флоры; в) лито-эдафические — состав горных пород, характер грунтов и почв. Горный рельеф создает значительное разнообразие местных экологических условий, увеличивает набор типов местообитаний. В соответствии с рельефом все конкретные флоры Анюйского нагорья разделяются на 3 группы: равнинные (на территориях с холмисто-увалистым рельефом), равнинно-горные (на территориях с низкогорным рельефом и широкими долинами) и горно-долинные (в среднегорьях с альпинотипным рельефом). Преобладают равнинно-горные флоры, в которых в приблизительно равном количестве представлены равнинные и горные виды. Равнинные флоры территорий, примыкающих к побережью Восточно-Сибирского моря, очень сходны с таковыми низовий рек Колымы и Индигирки. Они отличаются от других флор Анюйского нагорья невысокой численностью видов и однообразием (устье р. Крестовой — 135 видов, устье р. Раучуа — 169). Наиболее своеобразны горно-долинные флоры внутренних частей горных массивов. Кроме обычных горных видов Чукотского сектора Арктики, почти в каждой такой флоре имеются виды, присущие только Анюйскому нагорью или заходящие сюда из горных систем, расположенных южнее, это — *Papaver nivale*, *Carex trautvetterana*, *Potentilla jacutica*, *Oxytropis semiglobosa*, *Gentiana barbata*, *Artemisia flava*, *Saussurea schanginiana*, *Leontopodium kurilense* и др. К флорам такого типа относятся флоры окрестностей оз. Верхний Илирней, верховий рек Малый Кепервеем, Кытеп-Гуйтеньрывеем, ручья Проходного, среднего течения р. Люпвеем и др.

ТАБЛИ

Соотношение географических групп во флорах тунд

Географические группы	Флора в целом	Конкретные											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
													Долготные
Ц и пЦ	29.2	42.9	41.4	39.4	37.6	38.0	40.8	32.7	33.8	34.4	34.5	34.9	32.8
Е	6.0	3.0	3.6	1.8	4.4	3.4	2.5	4.5	4.0	2.7	2.6	4.8	2.7
С	3.9	1.5	2.3	3.2	3.3	2.9	6.7	4.1	5.0	3.3	3.0	3.4	3.4
ВС	11.3	3.8	4.7	7.4	9.5	8.3	9.6	8.6	8.3	9.7	8.7	10.1	8.2
Ч	7.9	3.0	3.0	5.1	4.0	2.4	3.7	6.3	5.0	5.3	4.6	4.8	4.5
С-ЗА	5.0	8.3	6.5	8.3	6.6	8.3	5.0	7.4	6.5	5.7	7.2	5.9	6.1
Е-ЗА	5.0	9.0	8.9	7.9	5.8	8.8	6.7	7.4	7.5	7.3	7.2	6.8	5.8
Ч-А	3.1	1.5	5.3	1.9	2.9	1.0	0.8	0.7	0.7	1.0	1.5	1.4	2.1
ВС-А	4.4	2.3	2.4	2.3	2.6	4.4	5.0	2.6	2.9	4.0	4.2	4.2	4.1
Ч-А-Ев	3.6	1.5	1.2	2.3	1.4	1.0	2.1	1.5	2.2	2.0	2.6	1.7	3.4
Ч-ЗА	6.7	5.2	4.7	5.1	6.6	4.9	3.7	6.7	6.8	8.3	7.6	6.2	8.5
ВС-ЗА	8.1	10.5	9.5	8.8	8.7	9.3	6.7	10.8	9.4	10.3	10.2	8.7	10.9
С-А	4.6	6.0	5.3	6.5	5.5	7.3	6.7	6.7	7.9	6.0	6.1	6.5	7.2
А-О	1.2	1.5	1.2	—	1.1	—	—	—	—	—	—	0.6	0.3
													Широтные
А	15.1	21.8	16.0	8.3	15.0	7.3	5.0	7.8	7.5	7.7	6.8	6.2	8.9
А-АЛ	33.5	44.3	40.2	44.5	37.2	39.0	28.8	44.6	45.0	46.0	48.1	36.6	49.5
А+А-АЛ	48.6	66.1	56.2	52.8	52.2	46.3	33.8	52.4	52.5	53.7	54.9	42.8	58.4
ГА	12.5	17.3	18.9	14.8	17.2	17.6	17.1	12.3	12.2	11.7	11.7	12.4	12.3
ГА-М	12.5	9.8	10.7	13.4	12.0	15.6	15.0	16.1	16.2	16.0	14.8	16.3	14.6
ГА+ГА-М	25.0	27.1	29.6	28.2	29.2	33.2	32.9	28.3	28.4	27.7	26.5	28.7	26.9
А-Б	14.1	6.8	11.8	17.6	14.6	14.6	19.6	16.3	15.8	15.3	16.3	19.2	13.0
Б	12.3	—	2.4	1.4	4.0	5.9	13.7	3.0	3.3	3.3	2.3	9.3	1.7
А-Б+Б	26.4	6.8	14.2	19.0	18.6	20.5	33.3	19.3	19.1	18.6	18.6	28.5	14.7

Среди изученных конкретных флор особенно выделяются богатством и своеобразием состава флоры территорий с выходами известьсодержащих палеозойских и триасовых пород (ручей Проходной — 309, р. Люпвеем — 322, р. Ергувеем — 293, р. Янрамкываам — 289 видов). Комплекс видов, поселяющихся на карбонатных и других обогащенных Ca^{2+} субстратах, сходен с аналогичными комплексами других районов Северо-Востока СССР — частично северной Якутии, частично востока Чукотского п-ова. Характерными видами этого комплекса, общими для Анюйского нагорья, северной Якутии и востока Чукотского п-ова, являются *Carex macrogyna*, *C. atrofusca*, *Kobresia simpliciuscula*, *K. sibirica*, *Minuartia stricta*, *Braya purpurascens*, *B. humilis* ssp. *arctica*, *Saxifraga oppositifolia*, *Arctous erythrocarpa*; общими для Анюйского нагорья и востока Чукотского п-ова — *Puccinellia wrightii*, *Carex membranacea* *Draba barbata*, *Dryas integrifolia*, *Oxytropis semiglobosa*, *Senecio frigidus* и др. Преобладание горного рельефа в исследованном районе и наличие высотной дифференциации растительности и обширных пойм крупных рек (Колымы, Раучуа, Погынден и др.) заметно затушевывают широтные различия конкретных флор, искажают зональность распределения многих видов; нередки случаи, когда флоры гипоарктического типа встречаются значительно севернее флор умеренно-арктических (например, флора пос. Бараниха, мыса Крутая Дресва), и, наоборот, флоры арктические встречаются южнее умеренно-арктических (например, флоры р. Большой Кепервеем, прииска Безымянного, ручья Проходного, р. Угаткын и р. Левый Яракваам).

Основные результаты флористических работ в Анюйском нагорье следующие:

1. Проведена инвентаризация флоры тундровой части Анюйского нагорья, насчитывающей 583 вида и подвида сосудистых растений, на территории в 78 000 км²

2. Выявлен состав 26 конкретных флор, что дало богатый материал для флористических сравнений.

ЦА 3

ровой части Анюйского нагорья (в процентах)

флоры													
13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
группы													
31.9	32.6	31.9	34.2	33.3	32.0	30.9	31.8	31.3	35.2	32.9	33.6	35.0	27.9
2.2	3.8	4.0	2.2	4.2	3.2	2.9	3.9	3.5	3.3	2.8	3.1	2.7	2.0
2.6	3.1	2.2	3.6	3.5	4.2	3.9	4.3	4.6	4.0	3.1	3.5	5.9	4.5
11.2	8.0	8.4	9.4	9.7	8.7	10.6	12.0	12.7	12.0	11.2	12.1	8.7	14.3
6.0	6.9	4.9	5.1	5.2	6.2	3.9	5.8	3.9	5.0	5.3	4.5	4.1	7.1
6.0	6.9	6.6	6.2	6.6	6.5	6.8	5.8	6.3	5.3	6.2	5.9	6.4	6.5
6.5	7.7	7.1	6.9	7.3	6.2	6.8	7.4	7.4	5.0	6.8	6.9	7.7	11.7
0.4	1.1	1.3	2.2	1.4	1.9	1.4	0.4	1.1	1.3	2.8	1.4	0.4	1.3
5.2	2.3	4.0	4.4	2.4	4.2	2.9	3.9	3.9	5.3	5.0	4.8	5.0	3.3
1.7	1.5	3.1	1.8	2.8	2.3	1.4	1.5	2.1	2.7	2.2	3.4	1.4	0.6
6.9	8.8	8.8	8.0	6.2	8.4	8.7	7.3	7.4	6.3	5.9	5.2	5.0	4.6
11.6	10.0	11.5	9.8	10.1	9.4	13.0	9.7	9.8	9.0	9.3	9.0	10.9	8.4
7.8	7.3	5.8	6.2	6.9	6.5	6.8	6.2	5.6	5.3	6.5	6.2	6.8	7.8
—	—	0.4	—	0.4	0.3	—	—	0.4	0.3	—	0.4	—	—
группы													
4.3	8.0	6.2	6.9	7.6	10.0	4.4	5.0	6.3	6.3	8.7	4.5	5.0	5.8
43.5	46.0	49.1	47.3	44.4	49.6	50.7	41.1	43.7	37.9	39.4	39.8	40.5	35.7
47.8	54.0	55.3	54.2	52.0	59.6	55.1	46.1	50.0	44.2	48.1	44.3	45.5	41.5
13.8	13.0	12.8	10.9	10.8	11.0	12.6	12.0	10.5	13.6	12.4	13.1	14.1	15.6
17.7	16.1	18.6	16.7	17.7	14.2	15.9	17.1	15.5	17.3	18.0	17.0	18.6	18.2
31.5	29.1	31.4	27.6	28.5	25.2	28.5	29.1	26.0	30.9	30.4	30.1	32.7	33.8
16.0	14.6	12.9	16.7	16.0	13.9	13.0	18.6	18.0	17.6	16.2	18.3	19.5	22.7
4.7	2.3	0.4	1.5	3.5	1.3	3.4	6.2	6.0	7.3	5.3	7.3	2.3	2.0
20.7	16.9	13.3	18.2	19.5	15.2	16.4	24.8	24.0	24.9	21.5	25.6	21.8	24.7

3. В ходе инвентаризации было выявлено:

а) 7 новых для науки видов: *Ranunculus punctatus* Jurtz., *Papaver anjuicum* Tolm., *Eritrichium tschuktschorum* Jurtz. et Petrovsky, *Artemisia flava* Jurtz.; в том числе 3 новых вида (роды *Potentilla* и *Oxytropis*) подготовлены к опубликованию.

б) 4 новых подвида: *Papaver pulvinatum* ssp. *interius* Petrovsky, *Chrysosplenium alternifolium* ssp. *arctomontanum* Petrovsky, *Oxytropis leucantha* ssp., *O. middendorffii* ssp., описания которых подготовлены к опубликованию.

в) Впервые найдены в Чукотской провинции 16 видов: *Poa radulaeformis*, *Carex trautvetterana*, *Chenopodium karoi*, *Stellaria dahurica*, *Draba crassifolia*, *D. lonchocarpa*, *Thlaspi cochleariforme*, *Smelowskia alba*, *Potentilla jacutica*, *P. nudicaulis*, *Dryas crenulata*, *Astragalus inopinatus* ssp. *oreogenus*, *Vicia macrantha*, *Phlox sibirica*, *Leontopodium kurilense*, *Saussurea schanginiana*.

г) Впервые найдены в Континентально-Чукотской подпровинции в Западно-Чукотском округе 29 видов: *Carex membranacea*, *Salix ovalifolia*, *Betula extremiorientalis*, *Gastrolychnis macrosperma*, *Silene acaulis*, *Beckwithia chamissonis*, *Papaver nivale*, *P. paucistaminum*, *Alyssum obovatum*, *Draba arctogena*, *D. groenlandica*, *Chrysosplenium wrightii*, *Potentilla crebridens*, *Dryas integrifolia*, *D. grandis*, *Hedysarum dasycarpum*, *Oxytropis semiglobosa*, *Gentiana barbata*, *Eritrichium sericeum*, *Campanula uniflora*, *Artemisia arctisibirica*, *A. laciniatiformis*, *Senecio frigidus*, *S. jacuticus*, *S. integrifolius*, *Taraxacum alascanum*, *T. hyparcticum*, *T. phymatocarpum*, *T. soczavae*.

Изолированное местонахождение таких видов, как *Festuca hyperborea*, *Carex duriuscula*, *C. trautvetterana*, *Silene acaulis*, *Thlaspi cochleariforme*, *Smelowskia alba* и других, дает новый материал для решения вопросов истории флоры района, исторических реконструкций природных условий и путей миграции растений. Значительные гербарные материалы и наблюдения в природе расширили представления о морфологии многих таксонов. Большой полиморфизм, обнаружение новых хромосомных рас у многих видов говорят о том, что Анюйское нагорье было и, возможно, продолжает оставаться и сейчас районом, где

ТАБЛИЦА 4

Распределение видов флоры тундровой части Анюйского нагорья по географическим группам (по количеству видов)

Широтные группы	Долготные группы														
	Ц и пЦ	Е	С	ВС	Ч	С-ЗА	Е-ЗА	Ч-А	ВС-А	Ч-А-Ев	Ч-ЗА	ВС-ЗА	С-А	А-О	Сумма
А	19	6	3	3	17	2	3	8	3	4	10	4	3	3	88
А-АЛ	60	9	4	18	10	14	8	7	7	8	22	21	7	—	195
ГА	9	1	3	15	13	4	2	2	5	2	3	9	5	—	73
ГА-М	29	6	5	7	2	2	5	—	2	—	2	5	8	—	73
А-Б	32	5	3	9	1	4	11	—	4	1	1	6	3	2	82
Б	21	8	5	14	3	3	—	1	5	6	1	2	1	2	72
Сумма . . .	170	35	23	66	46	29	29	18	26	21	39	47	27	7	583

протекает процесс формообразования у таких, например, видов, как *Salix glauca*, *Draba alpina*, *Papaver anjuicum*, *P. lapponicum*, *P. paucistaminum*, *P. pulvinatum*, *Saxifraga funstonii*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Oxytropis middendorffii*, *O. leucantha*, *Pedicularis sudetica* и др.

Тундровая часть Анюйского нагорья представляет собой естественный флористический район Западно-Чукотского округа Чукотской провинции Арктической флористической области (Юрцев и др., 1978); границы этого района еще требуют некоторого уточнения, особенно восточные, где Анюйское нагорье граничит с Анадырским плоскогорьем и Чаунской низменностью. Пока мало исследованы самые высокогорные части Анюйского нагорья, нуждающиеся в дополнительном флористическом изучении.

В заключение автор пользуется случаем выразить свою глубокую признательность и благодарность В. В. Петровскому за ценные консультации и помощь при написании статьи, а также Б. А. Юрцеву и Н. В. Матвеевой за консультации при подготовке доклада.

ЛИТЕРАТУРА

Петровский В. В. (1978). Географические связи флоры острова Врангеля (в связи с проблемой Берингийской суши). Бот. ж., 63, 5. — Петровский В. В., Королева Т. М. (1975). Флористические находки на Западной Чукотке. Бот. ж., 60, 11. — Петровский В. В., Королева Т. М. (1979). К флоре дельты р. Колымы. Бот. ж., 64, 1. — Петровский В. В., Королева Т. М. (1980). К флоре побережий Восточно-Сибирского моря. Бот. ж., 65, 1. — Ребристая О. В. (1977). Флора востока Большеземельской тундры. Л., Наука. — Толмачев А. И. (1932). Флора центральной части Восточного Таймыра, 1. Тр. Полярн. комис. АН СССР, 8. — Толмачев А. И. (1974). Введение в географию растений. Л., Изд. ЛГУ. — Юрцев Б. А. (1967). Ботанико-географические исследования на западной и центральной Чукотке в 1964—1966 гг. Бот. ж., 52, 7. — Юрцев Б. А. (1970). Ботанико-географические исследования на Чукотке. В кн.: Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, Коми кн. изд. — Юрцев Б. А. (1973). Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. Бот. ж., 58, 7. — Юрцев Б. А. (1974). Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. Л., Наука. — Юрцев Б. А. (1978). Ботанико-географическая характеристика Южной Чукотки. В кн.: Комаровские чтения, 26. Владивосток, ДВНЦ АН СССР. — Юрцев Б. А., Галанин А. В., Дервиз-Соколова Т. Г., Катенин А. Е., Кожевников Ю. П., Коробков А. А., Петровский В. В., Плиева Т. В., Разживин В. Ю., Тараскина Н. Н. (1973). Флористические находки в Чукотской тундре, 1. Нов. сист. высш. раст., 10. — Юрцев Б. А., Галанин А. В., Дервиз-Соколова Т. Г., Катенин А. Е., Коробков А. А., Королева Т. М., Петровский В. В., Плиева Т. В., Разживин В. Ю., Тараскина Н. Н. (1975). Флористические находки в Чукотской тундре, 2. Нов. сист. высш. раст., 12. — Юрцев Б. А., Петровский В. В., Галанин А. В., Катенин А. Е., Кожевников Ю. П., Разживин В. Ю. (1975). Новые флористические находки в Чукотской тундре (1973). Бот. ж., 60, 6. — Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А., Королева Т. М., Разживин В. Ю. (1979). Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщ. 1, 2. Бюл.

МОИП, отд. биол., 84, 5, 6. — Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. (1978). Флористическое ограничение и разделение Арктики. В кн.: Арктическая флористическая область. Л., Наука.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 1 VII 1980.

УДК 582.542.2 (571.61/64)

Г. Д. Дымина

ОСНОВНЫЕ КОЧКООБРАЗУЮЩИЕ ВИДЫ РОДА *CAREX (CYPERACEAE)* ПРИАМУРЬЯ И ИХ РАЗЛИЧИЕ ПО РЕПРОДУКТИВНЫМ ОРГАНАМ

G. D. DYMINA. THE MAIN TUSSOCKFORMING SPECIES OF THE GENUS *CAREX* (*CYPERACEAE*) OF PRIAMURYE AND THEIR DELIMITATION BY THE REPRODUCTIVE ORGANS

Приводится материал по трем распространенным на Дальнем Востоке кочкообразующим видам рода *Carex* (*C. appendiculata*, *C. schmidtii*, *C. minuta*). Дан сравнительный анализ репродуктивных органов, выявлены наиболее устойчивые признаки для различия этих видов.

На сырых болотистых лугах Приамурья часто встречаются осока придатконосная *Carex appendiculata* (Trautv. et C. A. Mey.) Kük., осока Шмидта *C. schmidtii* Meinsh., осока мелкая *C. minuta* Franch. Они имеют некоторые общие признаки: цветут весной, образуют кочки, имеют раздельнополые колоски, тычиночные наверху, пестичные внизу, мешочки близкой формы и размеров с двумя рыльцами. Определение их по «Флоре СССР» (Кречетович, 1935) и по «Определителям» Дальнего Востока (Воробьев и др., 1966; Ворошилов, 1966) осуществляется по немногим признакам и нередко вызывает затруднение. Это побудило нас провести сравнительный морфобиологический и экологический анализ этих широко распространенных в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке видов. Они нередко выступают в роли доминантов, имеют близкую, но все же различную экологию и требуют различного подхода при их использовании. Рассмотрение вегетативных органов указанных осок проведено раньше (Дымина, 1979). В настоящей статье сравниваются их репродуктивные органы.

Работу проводили в 1971—1976 гг. на территории Хинганского государственного заповедника и в долинах рек Архары и Зеи. Для работы использован также гербарий кафедры ботаники Благовещенского педагогического института.[1]

Сравним исследованные осоки по отдельным признакам (табл. 1, 2). Общая длина соцветий (от основания нижнего прицветного листа до верхушки тычиночного колоска) по средним показателям хорошо различается у всех трех видов, но крайние значения перекрывают друг друга, поэтому данный признак не является вполне надежным при определении осок. Число тычиночных колосков у осоки придатконосной колеблется от 1 до 4, 1 и 4 колоска встречаются редко, но 4 отмечены только у этого вида. У осоки Шмидта — чаще 2 (1—3) колоска, у осоки мелкой, как правило, только один тычиночный колосок (исключения очень редки), иногда имеется второй недоразвитый, едва заметный колосок, состоящий из 2—3 цветков. Число пестичных колосков колеблется у всех трех осок от 1 до 4, чаще имеется 2 колоска. В одной из популяций осоки мелкой 30% генеративных побегов не имели пестичных колосков вообще. У всех видов встречены смешанные колоски, тычиночные с несколькими пестичными цветками — в основании и пестичные с несколькими тычиночными —

---

[1] Правильность определения изучаемых осок проверена Т. В. Егоровой, за что автор выражает ей глубокую благодарность.

на верхушке. Изредка у осок придатконосной и Шмидта тычиночные колоски, еще реже пестичные, сближены и выходят как бы из одной точки, по 2—3 вместе. Число колосков (впрочем как и многие другие признаки), вероятно, зависит от эколого-фитоценотической обстановки сообщества и может изменяться по годам. Так, относительно малое число тычиночных колосков и большое пестичных у первой популяции осоки Шмидта (табл. 1), собранной в долине р. Архары, можно объяснить произрастанием ее в относительно незамкнутом ценозе пойменного леса. Популяция, произрастающая в этом же районе на сформировавшемся лугу, имеет другое соотношение тычиночных и пестичных колосков. У осоки мелкой, собранной в долине р. Зеи, отмечены не характерное для нее увеличение числа тычиночных колосков и отсутствие у ряда экземпляров пестичных. Очевидно, это следствие неблагоприятных условий. Ценоз заболачивается, осока мелкая угнетена и замещается осокой Мейера *C. meyerana* Kunth. Длина пестичных, а тем более тычиночных колосков не может служить надежным признаком различия изучаемых осок. Их средние значения различны, но лимиты перекрывают друг друга. Ножки колосков короткие, 1—5 мм дл., у осоки мелкой ножка иногда вообще незаметна. У осоки придатконосной все колоски стройные, вверх торчащие, пестичные в поперечном сечении многогранные, на конце заостренные, мешочки косо вверх направленные. У осоки Шмидта пестичные колоски в поперечном сечении круглые, мешочки горизонтально или почти горизонтально отклоненные. У осоки мелкой пестичные колоски уплощенные, мешочки косо вверх направленные. Все эти признаки особенно хорошо заметны на свежих сборах. Следует также отметить, что в гербарии лучше всего сохраняются мешочки осоки придатконосной.

Прицветные листья у всех видов лучше развиты при самых нижних колосках, при последующих они уменьшаются в размерах, а у осоки мелкой становятся вообще незаметными. Размеры нижних прицветных листьев различаются довольно хорошо. Самые длинные листья у осоки придатконосной — 93 (38—175), у осоки Шмидта — 45 (11—133), у осоки мелкой прицветные листья маленькие — 13 (1—33) мм, ширина их менее 1.2 мм. Ширина прицветных листьев у двух других видов в среднем равняется 1.5—2.3 мм.

Довольно хорошим, устойчивым и легко выявляемым признаком является отношение длины соцветия к длине нижнего прицветного листа. У осоки придатконосной прицветный лист приближается по длине к длине соцветия, иногда даже превышает его. Обычно он составляет не менее 0.9 длины соцветия. У осоки Шмидта эта величина равна 0.6—0.8, у осоки мелкой — 0.3. Менее показательно, но все же заслуживает внимания отношение нижнего прицветного листа к длине своего колоска. У осоки придатконосной оно в среднем равно 1 : 0.4, у осоки Шмидта — 1 : 0.6, а у осоки мелкой 1 : 1.2, т. е. прицветный лист бывает меньше своего колоска. Очень важно, что эти признаки можно использовать для определения осок весной, когда мешочки еще не сформировались. Следует также отметить, что у осок придатконосной и Шмидта прицветные листья всегда зеленые, листовидные, у осоки мелкой пластинка плохо развита — щетиновидная. У всех видов влагалищная часть прицветного листа короткая, незамкнутая, по краю пленчатая. У осок придатконосной и Шмидта на фоне широкого листа она незаметна, а у мелкой хорошо выделяется. В конце апреля — начале мая, в период роста и развития колосков, обращает на себя внимание разная укрытость их листьями побега. У осоки придатконосной цветение наступает позднее, чем у других видов. В то время когда у них колоски частично или полностью освобождаются от листьев, ее соцветия остаются еще хорошо прикрытыми крупными прицветными листьями и верхушечными листьями побега.

Сравнение мешочков изучаемых видов показало, что их размеры непригодны для определения осок (средние значения близки, а лимиты перекрывают друг друга — см. табл. 2). Более информативным является соотношение длины и ширины зрелых мешочков, у осок придатконосной и мелкой оно равно 1 : 0.6, у осоки Шмидта — 1 : 0.7, 1 : 0.8. Мешочки отличаются внешним видом (см. рисунок). У осоки придатконосной мешочки эллиптические, с суженными концами, слабо двояковыпуклые или плоско-выпуклые, наверху постепенно переходящие в нерезко обособленный носик. Наибольшая ширина мешочка — в его середине, но бывает выше и ниже ее. Цвет мешочков, даже зрелых, светло-

ТАБЛИЦА 1

Сравнительная характеристика осок придатконосной (п), Шмидта (ш) и мелкой (м) по строению соцветий
(в таблице приведены средние арифметические из 20—30 повторностей с лимитами в скобках)

Сроки и место сбора материала	Вид осоки[1]	Общая длина соцветия, мм	Число колосков, %: тычиночных				пестичных				Длина нижнего пестичного колоска, мм	Размеры нижнего прицветного листа, мм: длина	ширина	Отношение длины: соцветия к нижнему пестичному колоску	соцветия к длине нижнего прицветного листа	нижнего прицветного листа к колоску
			1	2	3	4	1	2	3	4						
6 V 1975, долина Зеи, 16 км выше Благовещенска	п	98 (75—108)	—	60	40		—	100	—	—	—	82 (50—101)	—	—	1 : 0.8	—
	ш	62 (50—68)	14	72	14		28	72	—	—	—	43 (33—52)	—	—	1 : 0.7	—
	м	42 (38—49)	60	30	10		60	10[2]	—	—	—	11 (4—25)	—	—	1 : 0.3	—
25 V 1975, Хинганский заповедник	п	114 (75—145)	5	80	15		5	45	50	—	45 (15—73)	102 (75—147)	3.0 (2.0—4.0)	1 : 0.4	1 : 1	1 : 0.4
21 VI 1974, Хинганский заповедник	п	106 (58—143)	20	65	15		—	40	50	10	41 (25—53)	103 (61—177)	2.1 (2.0—4.0)	1 : 0.4	1 : 1	1 : 0.4
	ш	69 (30—142)	40	60	—		55	45	—	—	25 (13—34)	48 (11—133)	1.2 (0.2—1.9)	1 : 0.4	1 : 0.7	1 : 0.5
	м	39 (27—60)	100	—	—		—	75	25	—	15 (7—31)	13 (1—33)	0.6 (0.1—0.9)	1 : 0.4	1 : 0.3	1 : 1.2
6 VII 1972, Хинганский заповедник	п	90 (60—118)	—	—	—		—	—	—	—	41 (28—69)	85 (50—119)	—	1 : 0.4	1 : 1	1 : 0.5
	ш	64 (49—89)	—	—	—		—	—	—	—	30 (23—39)	40 (19—72)	—	1 : 0.5	1 : 0.6	1 : 0.7
	м	44 (30—59)	—	—	—		—	—	—	—	17 (11—23)	12 (4—22)	—	1 : 0.4	1 : 0.3	1 : 1.4
16 VI 1973, долина Архары, с. Аркадьевка	ш1	61 (47—90)	90	7	3		—	23	70	7	32 (23—50)	43 (23—78)	1.6 (1.0—3.0)	1 : 0.5	1 : 0.7	1 : 0.7
	ш2	67 (45—95)	33	63	4		17	80	3		27 (16—38)	54 (27—91)	1.9 (1.0—3.0)	1 : 0.4	1 : 0.8	1 : 0.5
	м	52 (36—66)	100				—	67	30	3	17 (11—23)	15 (5—27)	0.7 (0.5—1.0)	1 : 0.3	1 : 0.3	1 : 1.1
Гербарий из разных районов Амурской обл.	п	100 (66—193)	3	77	17	3	7	53	40	—	37 (20—64)	93 (38—175)	1.9 (1.0—2.9)	1 : 0.4	1 : 0.9	1 : 0.4
	ш	58 (42—95)	50	50	—	—	27	63	10	—	27 (20—46)	41 (11—75)	1.3 (0.4—2.0)	1 : 0.5	1 : 0.7	1 : 0.7
	м	44 (22—84)	100	—	—	—	—	73	27	—	16 (11—22)	12 (5—27)	0.6 (0.1—1.2)	1 : 0.4	1 : 0.3	1 : 1.3
Среднее значение . .	п	103 (58—193)	7	70	22	1	3	60	35	2	41 (15—73)	93 (38—177)	2.3 (1.0—4.0)	1 : 0.4	1 : 0.9	1 : 0.4
	ш	63 (30—142)	45	50	5	—	25	57	17	1	28 (13—50)	45 (11—133)	1.5 (0.2—3.0)	1 : 0.5	1 : 0.7	1 : 0.6
	м	44 (22—84)	90	8	2	—	15	56	20	1	16 (7—31)	13 (1—33)	0.6 (0.1—1.2)	1 : 0.4	1 : 0.3	1 : 1.2

[1] Здесь и в табл. 2 ш1 и ш2 — две разные популяции осоки Шмидта.
[2] 30% побегов этой популяции не имели пестичных колосков вообще.

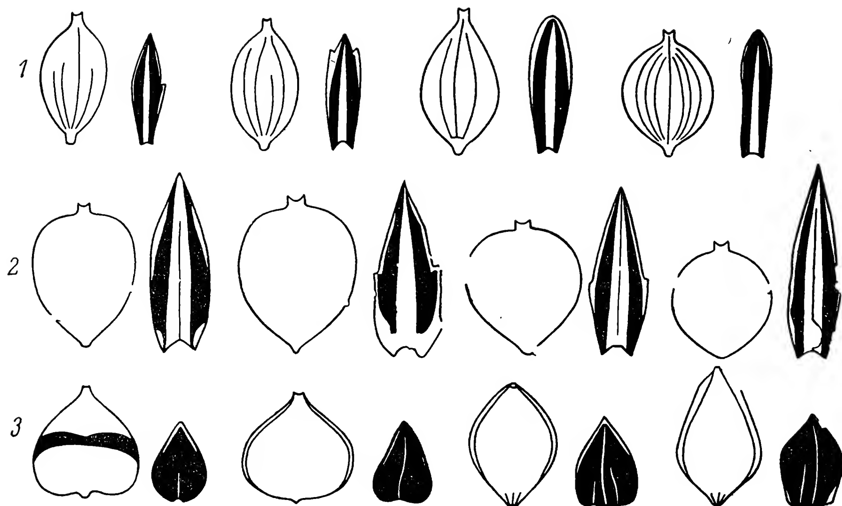
ТАБЛИЦА 2

Сравнительная характеристика осок придаткoносной (п), Шмидта (ш) и мелкой (м) по размерам мешочков и кроющих чешуй (в таблице приведены средние арифметические из 20—30 повторностей с лимитами в скобках)

Сроки и место сбора материала	Вид осоки	Размеры мешочка, мм			Размеры кроющей чешуи, мм			Отношение длины мешочка к длине чешуи
		длина	ширина	их соотношение	длина	ширина	их соотношение	
21 VI 1974 г., Хинганский заповедник	п	2.8 (2.2—3.1)	1.6 (1.3—2.0)	1 : 0.6	2.3 (2.0—2.7)	1.0 (0.6—1.1)	1 : 0.4	1 : 0.8
	ш	2.7 (2.1—3.1)	2.0 (1.7—2.5)	1 : 0.7	3.3 (2.2—5.0)	1.2 (1.0—1.9)	1 : 0.4	1 : 1.2
	м	2.4 (2.0—3.0)	1.5 (1.1—2.0)	1 : 0.6	1.6 (1.0—2.2)	0.7 (0.4—1.1)	1 : 0.4	1 : 0.7
6 VII 1972, Хинганский заповедник	п	2.4 (1.9—2.8)	1.4 (0.8—2.4)	1 : 0.6	1.8 (1.7—2.0)	0.5 (0.2—0.8)	1 : 0.3	1 : 0.7
	ш	2.8 (2.3—3.9)	1.9 (1.8—2.0)	1 : 0.7	3.2 (3.0—4.0)	1.0 (0.8—1.2)	1 : 0.3	1 : 1.1
	м	2.1 (1.8—2.5)	1.5 (1.7—1.9)	1 : 0.7	1.5 (1.1—1.8)	0.8 (0.5—1.0)	1 : 0.5	1 : 0.7
16 VI 1973, долина Архары, с. Аркадьевка	ш1	2.6 (2.0—3.0)	1.4 (1.0—2.0)	1 : 0.5[1]	2.5 (2.0—3.0)	0.9 (0.5—1.2)	1 : 0.4	1 : 1
	ш2	2.4 (1.5—3.0)	1.9 (1.2—2.5)	1 : 0.8	2.6 (2.0—3.0)	0.9 (0.5—1.0)	1 : 0.3	1 : 1.1
	м	2.5 (2.0—3.0)	1.5 (1.0—1.8)	1 : 0.6	2.1 (1.3—3.0)	0.8 (0.5—1.0)	1 : 0.4	1 : 0.8
Гербарий из разных районов Амурской обл.[2]	п	2.3 (1.9—2.8)	1.1 (0.7—1.5)	1 : 0.5	1.8 (1.5—2.1)	0.8 (0.6—0.9)	1 : 0.4	1 : 0.8
	ш	2.3 (2.0—2.7)	1.7 (1.4—2.3)	1 : 0.7	2.6 (2.1—3.1)	0.7 (0.5—1.0)	1 : 0.4	1 : 1.1
	м	2.1 (1.8—2.6)	1.3 (0.9—2.0)	1 : 0.6	1.7 (1.3—2.0)	0.7 (0.5—1.0)	1 : 0.4	1 : 0.8
Среднее значение	п	2.5 (1.9—3.1)	1.4 (0.7—2.4)	1 : 0.6	2.0 (1.5—2.7)	0.8 (0.2—1.1)	1 : 0.4	1 : 0.8
	ш	2.6 (1.5—3.9)	1.8 (1.0—2.5)	1 : 0.7	2.8 (2.0—5.0)	1.0 (0.5—1.9)	1 : 0.4	1 : 1.1
	м	2.3 (1.8—3.0)	1.4 (0.9—2.0)	1 : 0.6	1.7 (1.0—3.0)	0.7 (0.4—1.1)	1 : 0.4	1 : 0.7

[1] Мешочки еще не сформировались, так как участок весной заливался водой, вегетация и цветение запоздали, поэтому соотношение длины и ширины мешочка не типично.

[2] Размеры мешочков и чешуй немного меньше, видимо, из-за того, что в гербарии они усыхают.



Мешочки и чешуи осок (увеличено в 15 раз).

1 — Carex appendiculata, 2 — C. schmidtii, 3 — C. minuta (первый мешочек *C. minuta* нарисован с выпуклой стороны, остальные — с плоской, на которую обычно смещены кили мешочков).

зеленый. Мешочки имеют продольные жилки, хорошо заметные в лупу, их 4—10 с каждой стороны, некоторые из них протягиваются от основания до верхушки мешочка. На незрелых мешочках жилки незаметны или намечаются только у основания. У осоки Шмидта мешочки вздутые, округло-яйцевидные, с коротким (1—2 мм), но хорошо обособленным носиком, наверху слабо, но обычно всегда выемчатым. Наибольшая ширина мешочка — чаще выше его середины. Мешочки рано темнеют, становятся коричневыми, жилок нет. У осоки мелкой мешочки округло-яйцевидные, по В. И. Кречетовичу (1935) они двояковыпуклые, но нашим наблюдениям, скорее плоско-выпуклые, как и у близких видов — *C. caespitosa* L. и *C. rubra* Lévl. et Vaniot. Наибольшая ширина мешочка обычно находится ниже середины, носик отсутствует или очень слабо выражен. Мешочки светлые, пепельно-серые; если темнеют, то пятнами в верхней части. Жилки у зрелых мешочков отсутствуют, у незрелых в основании бывают короткие складки, позднее исчезающие.

По размерам кроющих (прицветных) чешуй выделяется осока Шмидта. В среднем ее чешуи крупнее, длиннее и шире, чем у других видов, но лимиты размеров перекрывают друг друга у всех трех видов (табл. 2). Более стойким и показательным признаком является отношение длины мешочка к длине его чешуи. Кроющие чешуи зрелых мешочков осок придатконосной и мелкой короче мешочка и направлены косо вверх. У осоки Шмидта они длиннее зрелых мешочков, отстоят от оси колоска почти под прямым углом, концы чешуи обычно торчат из колоска во все стороны. Форма чешуи сильно варьирует, у всех видов она более или менее продолговато-овальная, у осоки придатконосной имеет почти одинаковую ширину на всем протяжении, на верхушке закругленная или тупо заостренная. У осоки Шмидта верхушка чешуи сужена, острая, у осоки мелкой чешуя часто треугольной формы с широким основанием, на верхушке закругленная. У осок придатконосной и Шмидта чешуи коричневые, но с широкой светлой центральной жилкой, занимающей до $^1/_3$ ширины, и обычно с пленчатым светлым краем. У осоки мелкой кроющие чешуи темные, в молодых колосках бархатисто-черные, хорошо контрастируют с пепельно-серыми мешочками, светлая центральная жилка узкая, нитевидная, пленчатые края мало заметны. По мере созревания мешочков чешуи светлеют, особенно у двух первых видов. Молодые чешуи всегда цельнокрайные, появление небольших зубчиков по краям чешуй связано с их разрушением.

В результате проведенного анализа у трех видов осок выявлена широкая вариабельность многих признаков. Особенно изменчивы общая длина соцветия, длина тычиночных и пестичных колосков, длина и ширина мешочков и кроющих

ТАБЛИЦА 3

Наиболее выдержанные признаки для определения осок придатконосной, Шмидта и мелкой

Признаки	Осока придатконосная	Осока Шмидта	Осока мелкая
Отношение длины соцветия к длине нижнего прицветного листа	1 : 0.9 (1 : 0.8—1 : 1)	1 : 0.7 (1 : 0.6—1 : 0.8)	1 : 0.3
Отношение длины нижнего листа к длине колоска	1 : 0.4 (1 : 0.4—1 : 0.5)	1 : 0.6 (1 : 0.5—1 : 0.7)	1 : 1.2 (1 : 1.1—1 : 1.4)
Нижние прицветные листья	Длина 93 (38—177) мм, пластинка листовидная, постепенно переходит во влагалище	Длина 45 (11—133) мм, пластинка листовидная, постепенно переходит во влагалище	Длина 13 (1—33) мм, пластинка редуцирована, обычно щетиновидная, резко обособлена от расширенной влагалищной части листа
Зрелые пестичные колоски	В поперечном сечении многогранные, мешочки по отношению к оси колоска косо вверх направленные	В поперечном сечении округлые, мешочки горизонтально или почти горизонтально отклоненные от оси колоска	В поперечном сечении уплощенно-овальные, мешочки по отношению к оси колоска косо вверх направленные
Зрелые мешочки	Светло-зеленые, слабо двояковыпуклые или плосковыпуклые, с 4—10 жилками с каждой стороны, носик четко не выделяется	Рано темнеют, коричневые, вздутые, округло-яйцевидные, без жилок, с коротким (1—2 мм), но хорошо обособленным носиком	Светлые, пепельно-серые, иногда с темными пятнами, плоско-выпуклые, без жилок, носик отсутствует или незаметен
Кроющие чешуи	Короче мешочка или равны ему, с широкой светлой центральной жилкой	Обычно длиннее мешочков, верхушки их торчат из колосков, центральная жилка широкая, светлая	Короче мешочков, редко равны им, темного цвета, с плохо выраженной тоненькой центральной жилкой

щих чешуй. Величина вариабельности этих признаков в значительной степени зависит от эколого-фитоценотических условий, и колебания ее тем больше, чем шире экологическая амплитуда вида. Среди изучаемых видов наиболее эвритопна осока Шмидта (Чекань, 1974), она и отличается наибольшим варьированием признаков. Более стабильны соотношения длины нижнего прицветного листа и соцветия, того же листа и нижнего колоска, мешочка и кроющей чешуи. С возрастом побегов связано изменение таких признаков, как длина и особенно ширина мешочков, выраженность жилок, цвет мешочков и кроющих чешуй.

В итоге проделанной работы уточнены (в основном расширены) пределы варьирования ряда признаков у осок придатконосной, Шмидта и мелкой по сравнению с указанными во «Флоре СССР» (т. 3, 1935). Выявлены новые признаки, не отмеченные во «Флоре СССР». На основе изученного материала составлена табл. 3, по которой можно вести определение указанных осок по наиболее выдержанным, с нашей точки зрения, признакам репродуктивных органов.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И. (1966). Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л., Наука. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. М., Наука. — Дымина Г. Д. (1979). Строение и признаки отличия вегетативных органов у дерновинно- и кочкообразующих осок Приамурья. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 10. — Кречето-

вич В. И. (1935). Род осока — *Carex* L. В кн.: Флора СССР, 3. М.; Л., Изд. АН СССР. — Чекань В. С. (1974). Материалы по экологии, морфологии и биологии осоки Шмидта (*Carex schmidtii* Meinsh.). В кн.: Вопросы биологии. Хабаровск, Хабаров. пед. инст.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР, Новосибирск.

Получено 3 VI 1977.

УДК 581.5 : 631.8 : 581.55 (517.3)

Ж. Нямдорж, М. Бадам, Б. М. Миркин

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВЛИЯНИЯ УДОБРЕНИЙ НА ТРАВЯНЫЕ СООБЩЕСТВА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО ХАНГАЯ

J. NIAMDORGE, M. BADAM, B. M. MIRKIN. ECOLOGICAL REGULARITIES OF THE INFLUENCE OF FIRTILISERS UPON THE HERBACEOUS COMMUNITIES OF THE NORTH-EASTERN CHANGAI

Рассмотрено влияние удобрений на травостои луговых и степных сообществ разных высотных уровней Северо-Восточного Хангая (остепненные луга, луговые степи, сухие степи). Абсолютные прибавки урожая уменьшаются при снижении высоты над уровнем моря, а относительные — возрастают.

Вопросы повышения продуктивности сенокосов для МНР имеют первостепенное народнохозяйственное значение. Среди различных приемов повышения урожайности естественных травостоев ведущее место занимает удобрение. Этот вопрос в последние годы усиленно разрабатывается монгольскими специалистами (Бадам, 1965; Очир, 1965; Нямдорж, 1974; Жигжидсурен, 1975). Однако для условий Монголии он изучен еще крайне недостаточно. Для такой страны, как МНР, где явления вертикальной поясности часто преобладают над проявлением широтной поясности, особенно важным является вопрос об особенностях влияния высоты над уровнем моря на эффективность удобрения.

Влиянию удобрений на травостой в разных экологических условиях посвящена огромная литература, которая в значительной степени обобщена в работах Т. А. Работнова (1969, 1970, 1973; Rabotnov, 1977), сформулировавшего основные принципы теории воздействия удобрений на естественную травяную растительность. Основной принцип этой теории — эколого-фитоценотическое преломление одного и того же сочетания удобрений в разных условиях. Это фитоценотическое опосредование эффекта удобрений связано с взаимодействием дополнительного ресурса минерального питания и гидротермического режима, а также с изменением состава травостоя в силу проявления фитоценотических и экологических оптимумов видов. При богатом фоне минерального питания преимущества получают виды, которые имеют в этих условиях фитоценотический оптимум. Это объясняет широкое развитие в удобренных сообществах эвтрофов и выпадение олиготрофов.

В данной статье авторы ставят задачей рассмотреть влияние вертикальной поясности, отражающей смену гидротермических режимов, почв и растительности на действие удобрений. Районом исследований явился Северо-Восточный Хангай — территория сомона Тэвшрулэх, которая достаточно хорошо изучена сотрудниками Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции, так как является районом базирования одного из стационаров. Характеристике травяной растительности этой территории посвящена работа Р. Ш. Кашапова и др. (1975).

Климат территории резко континентальный с общим среднегодовым количеством осадков около 300 мм. По многолетним данным, среднемесячные температуры декабря —18.9, июля — 13.9°. Основная масса осадков выпадает в летний период, зима малоснежная, весна сухая. За годы проведения опыта (1971—1975) количество осадков в период наиболее активной вегетации (май—сентябрь) варьировало соответственно как 196.8, 194.4, 354.7, 263.2 и 242.5 при

среднемноголетнем 210.4 мм. Климат существенно изменяется в зависимости от высоты над уровнем моря, которая в пределах изученной территории меняется от 2000 до 1400 м, однако соответствующими данными авторы не располагали и приведенные цифры характеризуют климат на высоте 1600 м над ур. м., где расположена метеостанция Цецерлег.

Опыт был спланирован как двухфакторный: на высотных уровнях 1700, 1600 и 1400 м в условиях распространения длительно-мерзлотных луговых, лугово-черноземных, каштановых луговатых почв и соответствующих им сообществ (остепненного луга, луговой богаторазнотравно-дерновиннозлаковой степи и наиболее северного разнотравно-дерновиннозлакового (мелкозлакового) варианта сухой степи) вносили различные сочетания и дозы удобрений. Опыт продолжался в течение 5 лет на делянках размером 5×10 м при 4-кратной повторности. Поскольку задачей данного сообщения является иллюстрация влияния высоты над уровнем моря на действие удобрений, мы отобрали из схем опыта всего по 3 варианта — контроль (0), N_{60} и $N_{60}P_{60}K_{60}$.

Удобрения (аммиачная селитра, двойной суперфосфат и хлористый калий) вносились вручную весной однократно. Учет урожая проводили выкашиванием делянок. Для изучения ботанического состава использовали проективный учет по 8 площадкам 0.1 м^2 на каждой повторности. Ботанический состав определяли также укосным методом на площадках размером 0.25 м^2 по 8 площадок на каждый вариант (по две на повторность). Один раз в 10 дней проводили замер высоты всех основных видов травостоев (по 10 растений на одной из повторностей варианта). Для обработки данных использовали схемы дисперсионного анализа и ЭВМ «НАИРИ-К».

Краткая характеристика опытных участков

В табл. 1 приведен список наиболее массовых видов изученных сообществ. Нетрудно видеть, что различия ботанического состава достаточно велики и, несмотря на присутствие группы «сквозных» видов-эвритопов, сообщества имеют и разный флористический состав и разную структуру. На остепненном лугу, для травостоя которого характерна полидоминантность, массовыми являются типичные луговые виды, такие как *Valeriana officinalis*, *Thalictrum simplex*, *Aconitum barbatum* при участии, однако, и многих степных элементов, подобных петрофитному типчаку *Festuca lenensis* или наиболее мезофильному из числа монгольских ковылей *Stipa baicalensis*. В сообществах луговой степи четко выражено доминирование упомянутого ковыля и характерной для среднегорного пояса осоки *Carex pediformis*. Сухая степь представлена так называемым северным вариантом, причем в его пастбищной дигрессионной форме (о чем говорит повышение степени участия *C. duriuscula*, *Artemisia frigida*, *Potentilla bifurca*). Общее проективное покрытие для двух первых участков составляет 100%, причем с развитым перекрытием ярусов (особенно на остепненном лугу), а на участке сухой степи падает до 60%.

Изменение гидротермического режима сообществ, которое отражается во флористическом составе и количественном соотношении видов, проявилось и в почвах, которые соответственно представлены луговой длительно-мерзлотной, лугово-черноземной и каштановой луговатой (в последнем случае на почвенном профиле типа типичной каштановой почвы отмечаются следы луговой стадии, связанной с долинным положением изученного сообщества). Из табл. 2 можно видеть различия водного режима почв изученных участков, для характеристики которого мы использовали статистические параметры: по 14 учетам влажности почвы в трех слоях (1 раз в 10 дней в период июнь—август), представлявших верхний полуметровый горизонт, служащий основным источником влаги для корней растений, были выведены значения средних и дисперсии как показатели общего увлажнения почвы и степени его переменности. Таблица достаточно наглядна и можно видеть, что среднее содержание влаги в наиболее корнеобитаемом приповерхностном слое меняется, к примеру, в верхних горизонтах: 37.28—24.58—21.13%, что в почвах двух первых сообществ увлажненность падает от верхнего слоя к нижнему, но в почве третьего луговатость проявляется в лучшей увлажненности более глубоких горизонтов за счет грунтовых

ТАБЛИЦА 1

Проективное покрытие (%) основных видов изученных участков (контроль, средние данные за 5 лет)

Вид	Сообщество		
	остепненный луг	луговая степь	сухая степь
Carex duriuscula	1	1	10
Galium verum	4	1	1
Koeleria cristata	1	1	2
Elymus chinensis	1	1	9
Geranium pratense	5	—	—
Phlomis tuberosa	3	—	—
Valeriana officinalis	5	—	—
Thalictrum simplex	4	—	—
Aconitum barbatum	7	—	—
Artemisia glauca	4	—	—
A. laciniata	3	—	—
Helictotrichon schellianum	1	—	—
Sanguisorba officinalis	6	1	—
Potentilla tanacetifolia	1	12	—
Festuca lenensis	7	2	—
Stipa baicalensis	1	20	—
Carex pediformis	8	20	—
Bromus inermis	5	2	—
Scabiosa fischeri	—	2	—
Stellera chamaejasme	—	2	—
Schizonepeta multifida	—	3	—
Elymus dahuricus	—	1	—
Artemisia frigida	—	1	8
Potentilla bifurca	—	1	3
Poa attenuata	—	—	2
Stipa krylovii	—	—	3
Cleistogenes squarrosa	—	—	7

вод, в то время как почвы двух первых сообществ находятся в основном на питании атмосферными осадками. Переменность водного режима изменяется параллельно средней увлажненности.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика водного режима почв изученных участков

Тип почвы	Горизонт, см	Среднее, %	Дисперсия
Луговая длительно-мерзлотная	0—5	37.28	96.91
	20—30	22.51	79.87
	40—50	17.65	20.42
Лугово-черноземная	0—5	24.58	110.88
	20—30	14.99	26.44
	40—50	14.79	36.18
Каштановая луговатая	0—5	21.13	141.25
	20—30	26.73	170.89
	40—50	30.03	453.52

Химические свойства почв также отражают вертикальную поясность: со снижением высоты над уровнем моря падает гумусированность, реакция почвенного раствора меняется от слабокислой в сторону нейтральной, несколько понижается содержание подвижных форм фосфора и калия (табл. 3).

Суровый климатический комплекс района исследования достаточно стабилен и явления разногодичной изменчивости продуктивности и ботанического состава выражены довольно слабо. В табл. 4 приведены результаты учета урожайности на контроле с показом абсолютной (разница между максимумом и

ТАБЛИЦА 3

Химические свойства почв изученных участков (слой 0—20 см)

Тип почвы	Гумус по Тюрину, %	pH водный	Фосфор (молибденовый метод)	Обменный калий
			мг/100 г почвы	
Луговая длительно-мерзлотная	10.3	6.3	4.5	48.6
Лугово-черноземная	5.8	6.4	4.5	43.9
Каштановая луговатая	2.5	6.8	3.3	45.6

ТАБЛИЦА 4

Разногодичная динамика урожая (числитель — ц/га) и доли участия злаков (знаменатель — %) на контрольных участках

Сообщество	Год					Среднее за 5 лет	Вариабельность	
	1971	1972	1973	1974	1975		абсолютная	относительная
Остепненный луг	30.15 / 13.06	31.07 / 11.69	28.61 / 15.47	26.00 / 9.09	27.17 / 10.86	28.60 / 12.03	5.07 / 6.38	0.18 / 0.53
Луговая степь	23.48 / 11.48	20.96 / 10.81	25.48 / 13.87	22.43 / 9.38	22.35 / 10.07	22.94 / 11.02	4.52 / 3.99	0.20 / 0.36
Сухая степь	6.16 / 12.69	6.95 / 13.51	7.86 / 8.88	6.51 / 8.92	6.53 / 6.24	6.78 / 10.05	1.70 / 7.26	0.25 / 0.72

минимумом) и относительной (отношение этой разности к значению среднего) вариабельности. Картина зависимости урожая и вариабельности его от высоты над уровнем моря выражена предельно четко: урожай уменьшается почти в 5 раз, соответственно падает абсолютная, но возрастает относительная вариабельность, хотя в последнем случае изменения проявляются достаточно слабо. Злаковость (доля участия злаков) как один из наиболее важных показателей агроботанической структуры травостоя меняется в достаточно узких пределах, однако в условиях сухой степи она в большей степени зависит от колебания погодных условий, чем в луговых степях или на остепненном лугу.

Стабильность относительной урожайности и ботанического состава травостоев обусловливала и сходную их реакцию в разные годы на действие удобрений, что повышает достоверность выводов о зависимости эффекта удобрений от высоты над уровнем моря.

ТАБЛИЦА 5

Дисперсионный анализ влияния высоты над уровнем моря (*A*), удобрений (*B*) и разногодичных условий (*C*) на урожай сена сообществ разновысотных уровней

Фактор	Доля дисперсии, %
A	67.9
B	22.0
C	1.0
AB	5.9
AC	0.2
BC	1.0
ABC	1.7
«Шум»	1.7
Σ	100

Действие удобрений на травяные сообщества разных высотных уровней

Результаты анализа влияния удобрений на травостой сообществ разных высотных уровней Северо-Восточного Хангая показаны в табл. 5 и 6. Для дисперсионного анализа были использованы лишь два варианта — 0 и $N_{60}P_{60}K_{60}$. Можно видеть, что в трехфакторном дисперсионном комплексе влияние высоты над уровнем моря превышает эффект наиболее действенной дозы удобрений

ТАБЛИЦА 6

Влияние удобрений на урожайность и агроботанический состав травостоев (среднее за 5 лет)

Показатель	Остепненный луг			Луговая степь			Сухая степь		
	0	N_{60}	$N_{60}P_{60}K_{60}$	0	N_{60}	$N_{60}P_{60}K_{60}$	0	N_{60}	$N_{60}P_{60}K_{60}$
Урожай, ц/га	28.60	39.00	56.80	22.94	32.68	39.20	6.81	8.89	11.74
В том числе (%)									
злаки	22.85	38.79	24.27	31.58	39.37	31.22	44.84	39.45	43.75
бобовые	1.94	1.47	1.50	1.70	4.57	4.69	6.14	5.26	5.42
осоки	17.58	11.97	16.68	18.30	12.24	17.81	16.11	19.44	21.25
разнотравье	58.63	47.77	57.55	48.42	43.82	46.28	32.91	35.85	29.58

ТАБЛИЦА 7

Влияние удобрений на проективное покрытие некоторых видов (числитель — 1974 г., знаменатель — 1975 г.)

Сообщество	Вид	Проективное покрытие	
		0	N_{60}
Остепненный луг	*Helictotrichon schellianum*	0.57/0.42	4.00/8.35
	Geranium pratense	2.78/5.82	5.67 */16.32
	Artemisia laciniata	3.21/3.60	5.28/8.10
	Carex pediformis	10.89/11.50	7.75 */6.92 *
	Bromus inermis	0.53/0.85	1.32 */5.67
Луговая степь	*Potentilla tanacetifolia*	9.07/15.25	14.35/18.53
	Carex pediformis	7.67/7.32	9.39 */18.07
	Elymus dahuricus	0.53/0.78	1.50 */7.89
Сухая степь	*Elymus chinensis*	4.92/10.00	10.17/22.42
	Artemisia frigida	9.21/12.85	30.07/33.57
	Carex duriuscula	1.85/2.35	6.10/6.46
	Cleistogenes squarrosa	3.07/4.67	6.00/3.39

* Недостоверные отличия от контроля.

в 3, а разногодичной изменчивости — почти в 70 раз. Это подтверждается и значениями средних. Окупаемость 1 кг удобрений азота (т. е. прибавка урожая, в кг/га, при внесении 1 кг действующего вещества удобрения) на трех участках меняется в варианте N_{60} по ряду: 17.3—16.23—3.46 и в варианте $N_{60}P_{60}K_{60}$ — 47.0—16.23—8.21.

Агроботанический состав сообществ в условиях климата Монголии оказался очень консервативным и потому лишь в вариантах N_{60} на остепненном лугу и

луговой степи статистически достоверно возрастает доля участия злаков (табл. 6).

В табл. 7 приведено изменение проективного покрытия основных видов под влиянием удобрений. Данные также иллюстрируют сравнительную консервативность изученных сообществ. Покрытие увеличивается более или менее пропорционально и у злаковых видов, и у представителей разнотравья.

Выполненное исследование показывает, что удобрять в условиях МНР целесообразно только сообщества с режимом увлажнения, соответствующим остепненным лугам и луговым степям. При меньшем количестве осадков применять этот тип улучшения нецелесообразно. Однако учитывая, что в составе остепненного луга большое участие принимают малоценные представители разнотравья, выгоднее удобрять не естественные, а сеяные злаковые луга. Большую перспективность имеет удобрение пойменных луговых злаковников в низовьях рек Орхон, Селенга, Керулен, Тэсс и других.

ЛИТЕРАТУРА

Бадам М. (1965). Поверхностные улучшения горно-степных пастбищ МНР. Автореф. канд. дис. Л. — Жигжидсурен С. (1975). Приемы коренного улучшения горно-степных пастбищ центральной части МНР. Автореф. канд. дис. Л. — Кашапов Р. Ш., Миркин Б. М., Мухаметшина В. С. (1975). Степи Тэвшрулэха (опыт количественного анализа). В кн.: Статистические методы классификации растительности и оценка ее связи со средой. Уфа, Изд. Башк. фил. АН СССР. — Нямдорж Ж. (1974). Действие минеральных удобрений на травостой сенокосов и пастбищ Северо-Восточного Хангая. Тр. Инст. ботаники МНР, 1. Улан-Батор. — Очир Ж. (1965). Растительность и кормовые ресурсы Хэнтэйского нагорья Монгольской Народной Республики. Автореф. канд. дис. М. — Работнов Т. А. (1969). Удобрение горных лугов в странах Западной Европы. В кн.: Горные луга, их улучшение и использование. М., Колос. — Работнов Т. А. (1970). Некоторые закономерности влияния удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы. В кн.: Теоретические проблемы фито- и биогеоценологии. Тр. МОИП, 38. — Работнов Т. А. (1973). Влияние минеральных удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы. М., Наука. — Rabotnov T. A. (1977). The influence of fertilizers on the plant communities of mesophytic grassland. In: Handbook of vegetation science, 13. The Hague.

Совместная Советско-Монгольская
комплексная биологическая экспедиция
АН СССР и АН МНР,
Монгольский сельскохозяйственный институт,
Улан-Батор, МНР,
Башкирский филиал АН СССР,
Уфа.

Получено 9 VI 1980.

УДК 576.312.32/38 : 582.89

Т. С. Ростовцева

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *APIACEAE*. III

T. S. ROSTOVTSEVA. THE CHROMOSOME NUMBERS OF SOME SPECIES OF THE FAMILY *APIACEAE*. III

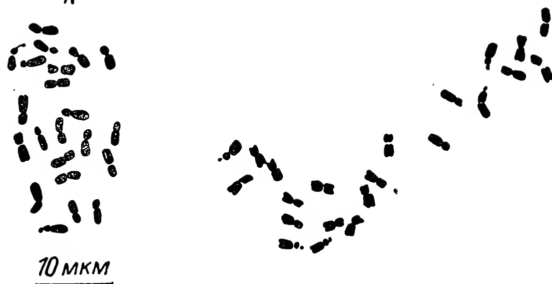
Изучены числа хромосом у 34 видов сем. *Apiaceae*. У *Anthriscus caucalis*[1] (2n=14), *Ferula soongarica* (n=11), *Ferulago taurica* (2n=22), *Pastinaca umbrosa* (2n=22), *Pimpinella lithophila* (2n=18), *P. taurica* (2n=18) и *Trinia stankovii* (2n=18) числа хромосом определены впервые. У *Seseli ledebourii* найдена новая хромосомная раса — n=20.

Материал для исследования (семена, бутоны, гербарные образцы) собран в природных условиях. Кроме того, были использованы семена, присланные из коллекционных питомников Государственного Никитского ботанического сада (г. Ялта), Душанбинского ботанического сада Института ботаники АН

[1] Названия растений даны по «Флоре СССР», тт. 16—17 (1950—1951) с учетом «Свода дополнений и изменений к „Флоре СССР“ (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973).

Метафазные пластинки.

А — *Archangelica decurrens* (2n=22), *Б* — *Conioselinum vaginatum* (2n=22).



Таджикской ССР и Института экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР (г. Свердловск). Сборы сделаны И. М. Красноборовым и С. А. Красниковой (Алтайский край, Тувинская АССР), Т. С. Ростовцевой (Новосибирская, Томская и Тюменская области). Видовая принадлежность сибирских растений определена И. М. Красноборовым. Ссылки на справочник «Хромосомные числа цветковых растений» даны в сокращении: ХЧЦР, 1969. Методика работы приведена в предыдущей статье (Ростовцева, 1979). Хромосомные числа исследовались у 3—15 растений каждого вида.

У эндемика Средней Азии *Aegopodium tadzhikorum* указывается 2n=22 (Ретина, Пименов, 1977), что подтверждается нашими данными (см. таблицу).

Для *Anthriscus caucalis* число хромосом определено впервые — 2n=14.

У *Archangelica decurrens* на плато Путорана и в Западном Саяне 2n=22 (Малахова, 1971; Крогулевич, 1976а; Ростовцева, 1979). В настоящем материале у растений из Новосибирской обл. и Тувинской АССР также 2n=22. Хромосомы от 3.0 до 4.5 мкм дл. (см. рисунок, *А*).

У широко распространенного вида *Carum carvi* в литературе указываются две хромосомные расы 2n=20, 22 (ХЧЦР, 1969). Для Приморского края определено 2n=22 (Гурзенков, Горовой, 1971). Для Алтая мы определили гаплоидное число хромосом n=11, а для Новосибирской обл. и Хакасской автономной области n=10 (Ростовцева, 1976). В настоящем исследовании у растений из Тувинской АССР также n=10.

У *Cnidium dubium* известно 2n=20, 22 (ХЧЦР, 1969). По нашим данным, у растений из Тюменской обл. гаплоидное число n=11.

У *Conioselinum vaginatum* в Каа-Хемском р-не Тувы мы определили n=11 (Ростовцева, 1979). Такое же число найдено у растений из Тоджинского р-на Тувы и Новосибирской обл. Хромосомы от 2.2 до 4.2 мкм дл. (см. рисунок. *Б*).

У эндемика Западной Сибири и Средней Азии *Ferula soongarica* число хромосом определено впервые — n=11. Также впервые изучено число хромосом у крымского эндемика *Ferulago taurica* — 2n=22.

Для *Libanotis intermedia* указывается гаплоидное число хромосом n=11 (Ростовцева, 1974, 1976). В настоящем материале у растений из Новосибирской обл. подтверждается это число.

Osmorhiza aristata — реликтовое растение с разорванным ареалом. Растет в горных лесах Кавказа, Алтая, Восточного Саяна, Дальнего Востока и Японии. В трех разных пунктах на Дальнем Востоке указывается 2n=22 (Гурзенков, Горовой, 1971). В нашем материале из Алтайского края также 2n=22.

Впервые определено число хромосом у *Pastinaca umbrosa* — 2n=22.

У *Peucedanum baicalense* из Прибайкалья 2n=22. У растений с Алтая также указывается 2n=22 (Ростовцева, 1979), из Тувы гаплоидное число хромосом — n=11.

Ранее у *Peucedanum salinum* из Алтайского края мы определили n=11 (Ростовцева, 1976). В настоящем исследовании у растений из Тувинской АССР подтверждено это число.

У *Peucedanum vaginatum* с Центрального Алтая мы нашли диплоидную хромосомную расу n=9. В Юго-Восточном Алтае и Хакасии обнаружена тетраплоидная раса этого вида — n=18 (Ростовцева, 1976). У растений из Тувы также найдена тетраплоидная хромосомная раса — 2n=36.

Для *Phlojodicarpus villosus* указываются числа хромосом: в Западном Саяне — 2n=22 (Малахова, 1971), в Восточном Саяне — 2n=44 (Крогулевич,

Числа хромосом исследованных видов семейства *Apiaceae*

Вид	Число хромосом		Место сбора и гербарный номер
	n	2n	
Aegopodium tadzhikorum Schischk.		22	Душанбинский ботанический сад Института ботаники АН ТаджССР, делектус 1977—1978 гг., № 465
Angelica sylvestris L.	11		Тувинская АССР, Тоджинский р-н, долина р. Сыстыг-Хем, ниже устья р. Айны, выс. 900 м над ур. м., разнотравный луг, № 1707
		22	Алтайский край, Турочакский р-н, окр. с. Артыбаш, выс. 454 м над ур. м., берег Телецкого озера
Anthriscus caucalis Bieb.		14	Крым, Государственный Никитский ботанический сад, Ялта, делектус 1976—1977 гг., № 934
A. sylvestris (L.) Hoffm.		16	Томская обл., Молчановский р-н, р. Обь, ниже пос. Магочин, Михайловская протока, берег, № 30
Archangelica decurrens Ledeb.		22	Новосибирская обл., Болотнинский р-н, окр. с. Новая поляна, высокотравный луг, № 31
		22	Тувинская АССР, Западный Танну-Ола, верховья правого притока р. Кара-Адыр, галечник, № 123
Aulacospermum anomalum (Ledeb.) Ledeb.		18	Алтайский край, Шебалинский р-н, окр. с. Топуча, выс. 1250 м над ур. м., луговая степь
Carum carvi L.	10		Тувинская АССР, Тоджинский р-н, окр. с. Сыстыг-Хем, лиственнично-березовый лес, в старой пойме р. Сыстыг-Хем, вдоль дороги, № 296
Cnidium dubium (Schkuhr) Thell.	11		Тюменская обл., Сургутский р-н, левый берег р. Обь, выше г. Сургута, окр. с. Банное, № 32
Conioselinum vaginatum Thell.		22	Новосибирская обл., окр. Академгородка, лес, № 33
	11		Тувинская АССР, Тоджинский р-н, долина р. Сыстыг-Хем, ниже устья р. Айны, выс. 900 м над ур. м., разнотравный луг, № 1710
Conium maculatum L.		22	Крым, Государственный Никитский ботанический сад, Ялта, делектус 1976—1977 гг., № 949
Coriandrum sativum L.		22	Институт экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР, Свердловск, делектус 1977—1978 гг., № 713
Daucus carota L.		18	Крым, Государственный Никитский ботанический сад, г. Ялта, делектус 1976—1977 гг., № 951
Eryngium campestre L.		28	Там же, № 952
E. planum L.		16	Новосибирская обл., окр. Академгородка, лес, № 34
Ferula soongarica Pall. ex Spreng.	11		Алтайский край, Онгудайский р-н, у слияния рек Чуи и Катуни, русло временного водостока у основания южного степного склона
Ferulago taurica Schischk.		22	Крым, Государственный Никитский ботанический сад, Ялта, делектус 1976—1977 гг., № 955
Heracleum sibiricum L.		22	Там же, № 957
Libanotis intermedia Rupr.		22	Новосибирская обл., окр. Академгородка, лес, № 35
Orlaya grandiflora (L.) Hoffm.		20	Крым, Государственный Никитский ботанический сад, Ялта, делектус 1976—1977 гг., № 965
Osmorhiza aristata (Thunb.) Makino et Yabe		22	Алтайский край, Турочакский р-н, окр. с. Артыбаш, вблизи Телецкого озера, пихтовый лес, выс. 434 м над ур. м.
Pastinaca umbrosa Stev. ex DC.		22	Крым, Государственный Никитский ботанический сад, Ялта, делектус 1976—1977 гг., № 967

Вид	Число хромосом		Место сбора и гербарный номер
	n	2n	
Peucedanum baicalense (Redow.) Koch	11		Тувинская АССР, Тоджинский р-н, окр. с. Сыстыг-Хем, закустаренная осоко-тонконоговая степь, № 353
P. salinum Pall. ex Spreng.	11		Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, окр. пос. Куже-База, долина р. Куже, остепненный луг, № 4
P. vaginatum Ledeb.		36	Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, окр. пос. Куже-База, долина р. Куже, юго-западный склон, каменисто-разнотравно-злаковая степь, № 7
Phlojodicarpus villosus (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Ledeb.		22	Тувинская АССР, Западный Саян, Саянский хребет, верховье р. Куже, выс. 2000 м над ур. м., дриадовая тундра, № 36а
Pimpinella lithophila Schischk.		18	Крым, Государственный Никитский ботанический сад, Ялта, делектус 1976—1977 гг., № 971
P. taurica (Ledeb.) Steud.		18	Там же, № 973
Scandix pecten-veneris L.		26	Крым, Государственный Никитский ботанический сад, Ялта, делектус 1976—1977 гг., № 977
Schulzia crinita (Pall.) Spreng.		22	Алтайский край, Улаганский р-н, окр. с. Акташ, выс. 2400 м над ур. м., ерниковая тундра
		22	Алтайский край, Онгудайский р-н, Семинский перевал, выс. 2000 м над ур. м., тундра
Seseli gummiferum Pall. ex Smith		20	Крым, Государственный Никитский ботанический сад, Ялта, делектус 1976—1977 гг., № 979
S. ledebourii G. Don	20		Алтайский край, Змеиногорский р-н, окр. с. Колывань
Smyrnium perfoliatum L.		22	Крым, Государственный Никитский ботанический сад, Ялта, делектус 1976—1977 гг., № 982
Torilis leptophylla (L.) Reichenb. fil.		12	Там же, № 986
Trinia stankovii Schischk.		18	Там же, № 989

1976б), в Магаданской обл. — 2n=48 (Гурзенков, Горовой, 1971). В нашем материале у растений с Западного Саяна 2n=22.

У эндемиков Крыма *Pimpinella lithophila* и *P. taurica* числа хромосом определены впервые — 2n=18.

У сорного растения *Scandix pecten-veneris* указывается 2n=16, 26 (ХЧЦР, 1969). Нами определено 2n=26.

Для *Seseli gummiferum* в литературе указывается 2n=20, 22 (ХЧЦР, 1969; Ретина и др., 1977). В исследованном нами материале 2n=20.

У *S. ledebourii* число хромосом 2n=22 (Ретина и др., 1977). Оно было определено у растений из Семипалатинской обл. В настоящем исследовании у растений из Алтайского края гаплоидное число хромосом n=20, что является новой полиплоидной расой для этого вида.

Число хромосом у крымского эндемика *Trinia stankovii* определено впервые — 2n=18.

ЛИТЕРАТУРА

Гурзенков Н. Н., Горовой П. Г. (1971). Числа хромосом видов *Umbelliferae* Дальнего Востока. Бот. ж., 56, 12. — Крогулевич Р. Е. (1976а). Роль полиплоидии в генезисе флоры Путорана. В кн.: Флора Путорана. Новосибирск, Наука. — Крогулевич Р. Е. (1976б). Числа хромосом некоторых видов растений Тункинских Альп (Восточный Саян). Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 3, 15. — Малахова Л. А. (1971). Числа хромосом высокогорных растений Западного Саяна. Научн. докл. высш.

школы, биол. науки, 1. — Ретина Т. А., Пименов М. Г. (1977). Числа хромосом видов семейства *Umbelliferae* Средней Азии. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 7. — Ретина Т. А., Сдобина Л. И., Пименов М. Г. (1977). Числа хромосом некоторых видов *Seseli* L. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 1. — Ростовцева Т. С. (1974). Числа хромосом некоторых видов семейства *Apiaceae* Lindl. ДАН СССР, 214, 2. — Ростовцева Т. С. (1976). Числа хромосом ряда видов семейства *Apiaceae* на юге Сибири. Бот. ж., 61, 1. — Ростовцева Т. С. (1979). Числа хромосом некоторых видов семейства *Apiaceae* Lindl. II. Бот. ж., 64, 2. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. Л., Наука.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 17 VI 1980.

УДК 581.9(571.15)

В. В. Ильин

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ МАНЖЕРОКСКОГО ОЗЕРА (АЛТАЙ)

V. V. ILYIN. FLORA AND VEGETATION OF THE MANZSEROCK LAKE (ALTAI)

Изложены материалы многолетних наблюдений (1964—1976 гг.) на Манжерокском озере — местообитании эндемичного растения СССР — водяного ореха гребенчатого. Приводятся полный список водных растений-макрофитов и некоторые данные по их фенологии. Представлена впервые составленная картосхема зарастания озера. Выделены основные растительные группировки в связи с экологическими условиями. Дан сравнительный анализ флор Манжерокского и других озер Алтая. Отмечена уникальность Манжерокского озера как убежища водяного ореха гребенчатого и даны предложения по его охране.

Водная растительность Манжерокского озера (оз. Доингол), как и многих других некрупных озер Алтая, до сих пор специально не исследовалась, хотя флористические сборы в нем начаты более 60 лет тому назад.

В работах исследователей Алтая, касающихся водной флоры Манжерокского озера (Верещагин, 1907; Крылов, 1919; Дибнер, 1951; Кирсанина, Мельник, 1959; Куминова, 1960; Селедцов, 1963), внимание обычно концентрировалось на произрастающем здесь реликте третичного периода — водяном орехе — и меньше всего — на других растущих совместно с ним растениях. Об этом свидетельствуют и коллекции водных растений с этого озера, хранящиеся в Гербариях им. П. Н. Крылова Томского университета и Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС) СО АН СССР, Водяной орех собирали неоднократно: Л. И. Облонцев — в 1939 г., А. В. Куминова, Е. И. Лапшина — в 1948 г., Н. Якубова, Смирнов — в 1953 г. Из других растущих в озере растений лишь однократно А. В. Куминова, Е. И. Лапшина в 1953 г. собрали кубышку малую, гидриллу мутовчатую, хвощ речной. Литературные источники и хранящиеся коллекции не охватили полностью видового состава водных растений озера.

Изучение флоры и растительности этого водоема, расположенного в переходной полосе между Западно-Сибирской низменностью и Алтайскими горами, представляет несомненный теоретический интерес. Результаты исследований могут найти и практическое применение, особенно в связи с вопросами охраны природы озер, содержащих редкие растения.

Нами была поставлена цель — выявить полный состав водных и прибрежноводных растений озера — макрофитов,[1] определить обилие каждого вида в озере по отношению к другим и его ценозообразующее значение; провести фенологические наблюдения за растениями; выяснить наиболее типичные группировки и нанести их на картосхему озера. Путем сравнения материалов, полученных нами при изучении флоры и растительности других озер горных районов Алтая

---

[1] Под макрофитами мы понимаем водные и прибрежно-водные цветковые растения, высшие споровые (хвощи, папоротники, водные мхи) и харовые водоросли (Лепилова, 1934; Лепнева, 1950; Гаевская, 1966; Доброхотова, 1971; Белавская, 1975).

и озер предгорного пояса (Ильин, 1971а, б, 1974, 1976), с материалами по Манжерокскому озеру определить специфику его флоры и растительности.

Основой для настоящего сообщения послужили материалы маршрутных и полустационарных исследований на озере в течение 1964—1976 гг. По общепринятой методике, разработанной В. М. Катанской (1956), проводили описание пробных площадок в направлении взятых профилей, сбор гербария макрофитов, фенологические наблюдения за растениями и измерения параметров экологических условий: глубины, характера грунтов, температуры и прозрачности воды и т. п.

Манжерокское озеро расположено на высокой древней террасе правого берега р. Катуни в 18 км к юго-западу от г. Горно-Алтайска и в 135 км от устья реки. Горная долина р. Катуни в районе местоположения озера расширена до 3 км и образует крутой коленообразный изгиб к востоку. По данным Н. Г. Селедцова (1963), уровень озера превышает уровень р. Катуни на 88 м, абсолютная высота местности равна 423, длина озера — 1112, наибольшая ширина — около 400 м, площадь — 37.6 га. Эллиптическое по форме, вытянутое с юго-запада на северо-восток оно прижато к правому коренному склону долины и удалено от современного русла р. Катуни на 2.5 км.

Склоны гор, расположенные от озера к востоку и северо-востоку, покрыты березово-осиновыми лесами с примесью сосны. На вершинах гор, возвышающихся над озером на 800—1000 м, в состав древесных пород, кроме указанных, входят пихта, кедр, лиственница. Узкая полоса восточного побережья от основания склонов до берегов озера перекрыта озерными отложениями, заболочена, зарастает лесом и кустарниками. На всем протяжении восточного, северо-восточного и юго-западного берегов между лесом и урезом воды развита узкая полоса сплавины, не превышающая по ширине 45 м, препятствующая подходу к воде.

Западная сторона представляет собой полого-наклонную к озеру поверхность, распаханную параллельно берегу на ширину 600 м. На месте этого поля (устное сообщение Е. Г. Соколова) 50 лет назад был сосновый лес с березой, а на полянах среди леса — покосы; лес был постепенно вырублен, и после 1945 г. произведена распашка. За полем вся терраса на площади нескольких квадратных километров покрыта сосновым бором с примесью березы и осины. Несколько участков леса, не тронутых порубками, сохранилось у северо-восточного конца озера. Весь западный берег сложен суглинками и песками, хорошо задернован. Узкий, в 5—15 м ширины, сильно прерывистый бордюр кустарников (ива, черемуха, калина) окаймляет берег. Сплавина в средней его части отсутствует. В 1973 г. вдоль всего западного берега произведена закладка 50-метровой водоохранной лесополосы (дуб, сосна, тополь).

Озеро мелководно. Озерная котловина представляет собой плоскодонную впадину с пологими склонами. Рельеф дна характеризуется большой сглаженностью. Глубина постепенно увеличивается от берегов к центральной части озера. На основной площади глубина не превышает 2.5—2.8, максимальная — 3 м.

Питание озера осуществляется за счет ручьев, стекающих с соседних склонов, атмосферных осадков и грунтовых вод. Отток воды происходит у юго-западного конца озера через заболоченную ложбину стока, поросшую угнетенным лесом (сосна, береза) и кустарниками. По линии берега в силу заболоченности и развитой полосы сплавины невозможно обнаружить ясно выраженные места впадения питающих озеро ручьев и выхода источников из него. Водоем относится к слабопроточным. Истекающие из него воды, просочившись через болотистый участок, образуют несколько ручьев, сливающихся в главный, который в 1 км от озера впадает в речку Идралу, являющуюся правым притоком р. Катуни.

Вода имеет невысокую прозрачность, колеблющуюся в летние месяцы от 60 до 180 см, зеленовато-желтый цвет, специфический болотный запах, неприятный вкус и обычно не употребляется для питья. По химическому составу она относится к хлоридно-гидрокарбонатно-кальциево-натриевому типу с небольшим (120 мг/л) содержанием сухого остатка и слабощелочной (pH 7.2) реакцией среды (Чечегоева, Оводова, 1961).

Прогрев воды в летний период значительный. Но температурный режим ее обладает следующей особенностью: вся центральная часть озера, лишенная водных растений, имеет значительную разницу в температуре воды у поверхности и у дна, составляющую 5—6° С. Например, 17 VI 1970 температура воды у поверхности была 26, у дна (на глубине 1.9 м) — 18.2° С; 19 VI 1974 она соответственно равнялась 25 и 19° С (на той же глубине); 28 VIII 1975 — у поверхности 23.5, у дна (на глубине 2.1 м) — 18° С. Эту особенность впервые отметил Селедцов (1963), объясняя преимущественное питание озера интенсивными подземными потоками. Вблизи берегов и в более мелководных северо-восточном и юго-западном концах озера в летний период весь слой воды прогревается более или менее одинаково. Понижение температуры воды от поверхности ко дну незначительное (0.5—2.5°). Здесь, как правило, концентрируется вся масса растений озера.

Наблюдениями отмечено, что весенний прогрев воды у юго-западного конца озера наступает быстрее, чем у северо-восточного. Например, 6 V 1969 в юго-западной части озера температура воды равнялась у поверхности 19, у дна (на глубине 1.4 м) — 18°, в северо-восточной части — соответственно 17 и 16° С. Благодаря этому весеннее развитие растений в более теплом юго-западном конце озера наступает раньше.

Грунты озера неодинаковы. Господствующим на большей части акватории является озерный ил — сапропель, темно-серого цвета, студенистой консистенции, жирный наощупь и сильно мажущийся. При высушивании ил становится почти черным и ссыхается в очень прочные комочки. Прямым измерением установлено, что толщина его слоя превышает 5 м. Нижняя граница залегания ила не установлена.

Химический анализ водной вытяжки сапропеля, выполненный по нашей просьбе лабораторией географии и генезиса почв Института почвоведения и агрохимии СО АН СССР, показан в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Результаты анализа водной вытяжки ила Манжерокского озера (pH 6.2, проба взята в июне 1972 г. в центральной части озера)

Плотный остаток	Прокаленный остаток	Водно-растворимый гумус	SiO_2	CO_3^{2-}	HCO_3^-	Cl^-	SO_4^{2-}	Ca^{2+}	Mg^{2+}	$Na^+ + K^+$
В % на 100 г ила										
0.201	0.066	0.056	0.008	Нет	0.017	0.011	0.031	0.011	0.004	0.008
В мг-экв. на 100 г ила										
—	—	—	—	Нет	0.28	0.32	0.64	0.56	0.32	0.36

Данные таблицы свидетельствуют о значительно большем содержании органических веществ по сравнению с минеральными. Тип засоления ила сульфатно-кальциевый.

Менее распространенными грунтами в озере являются песчаный и илисто-песчаный, которые развиты параллельно западному берегу, в местах, где отсутствует сплавина. На расстоянии 20—25 м от берега они перекрываются сапропелем, мощность которого быстро увеличивается по направлению к центральной части озера. Вдоль берега на всем протяжении развития сплавины узкой полосой (ширина 5—20 м) залегает грубодетритный (торфяной) ил темно-коричневого цвета.

По характеру господствующего ила сапропеля, глубине и свойствам воды Манжерокское озеро, согласно существующей биологической классификации, относится к эвтрофному типу.

Наличие благоприятного сочетания экологических факторов (химического состава воды, свойств грунта, глубины) и в целом сравнительно мягких клима-

тических условий, а также историческое прошлое и географическое положение озера обусловили разнообразный флористический состав водных растений — макрофитов. Он представлен в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Макрофиты Манжерокского озера

Группа обилия	Вид		Цветение и плодоношение видов в период наблюдений 1964—1976 гг.
1	*Trapa pectinata* V. Vassil.	Водяной орех гребенчатый	ЦП
2	*Potamogeton natans* L.	Рдест плавающий	ЦП
	Hydrilla verticillata (L. fil.) Royle	Гидрилла мутовчатая	В
	Scirpus lacustris L.	Камыш озерный	ЦП
	Calla palustris L.	Белокрыльник болотный	ЦП
	Nymphaea candida J. et C. Presl	Кувшинка чистобелая	ЦП
	Menyanthes trifoliata L.	Вахта трехлистная	ЦП
3	*Typha latifolia* L.	Рогоз широколистный	ЦП
	Sparganium emersum Rehm.	Ежеголовник всплывающий	ЦП
	Potamogeton perfoliatus L.	Рдест стеблеобъемлющий	ЦП
	Sagittaria natans Pall.	Стрелолист плавающий	ЦП
	Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.	Тростник южный	ЦП
	Fontinalis antipyretica Hedw.	Фонтиналис противопожарный	В
4	*Equisetum fluviatile* L.	Хвощ речной	С
	Potamogeton praelongus Wulf.	Рдест длиннейший	Н
	P. compressus L.	Рдест сплюснутый	В
	Hydrocharis morsus-ranae L.	Водокрас обыкновенный	ЦП
	Scolochloa festucacea (Willd.) Link	Тростянка приозерная	ЦП
	Lemna minor L.	Ряска маленькая	В
	Nuphar pumila (Timm) DC.	Кубышка малая	ЦП
	Nymphaea tetragona Georgi	Кувшинка малая	ЦП
	Ceratophyllum demersum L.	Роголистник погруженный	В
	Utricularia vulgaris L.	Пузырчатка обыкновенная	Н
	Chara vulgaris L.	Хара	О
	Nitella syncarpa Kütz.	Нителла	О

Примечание. В — все годы вегетативно, ЦП — цветение и плодоношение ежегодно, Н — цветение и плодоношение в отдельные годы, С — спороношение ежегодно, О — все годы с оогониями.

Виды водных растений по их фитоценотической роли в озере разбиты на 4 группы и в этой последовательности расположены в таблице.

1 группа — очень обильные. Сюда относится только водяной орех — главный ценозообразователь озера. Общая площадь его зарослей 5 га.

2 группа — обильные. Эдификаторы и субэдификаторы. Представители этой группы широко расселены у берегов водоема. Площадь зарослей каждого из них во много раз меньше, чем площадь водяного ореха.

3 группа — менее обильные. Второстепенные участники растительных группировок. Рассеяны в зарослях других растений или концентрируются отдельными пятнами зарослей.

4 группа — редкие. Встречаются спорадически или редко рассеяны в группировках. Обнаруживаются после тщательного наблюдения.

Из 25 видов водных растений озера только 7 (водяной орех, гидрилла мутовчатая, рдест плавающий, камыш озерный, белокрыльник болотный, кувшинка чистобелая, вахта трехлистная) являются главными участниками водных фитоценозов, создающих основную зеленую массу. При этом водяной орех по площади зарастания, образуемой зеленой массе, распространению и значению в зарастании озера занимает исключительное место. Остальные 18 видов входят в состав той или иной группы как второстепенные или незначительные компоненты.

По систематическому признаку макрофиты озера разделяются на следующие группы: водоросли — 2 вида, мохообразные — 1, папоротникообразные —

1, однодольные — 14, двудольные — 7. Всего родов — 21, они принадлежат к 17 семействам. По эколого-биологической принадлежности, согласно классификации Б. А. Федченко (1949), в озере обитают 2 вида свободно плавающих на воде (ряска маленькая, водокрас обыкновенный), 2 вида — неприкрепленных погруженных в воду (роголистник погруженный, пузырчатка обыкновенная), 7 видов — погруженных прикрепленных ко дну, 6 видов — прикрепленных ко дну с плавающими листьями и 8 видов — земноводных.

Из 25 видов лишь водяной орех гребенчатый относится к эндемикам Алтайско-Саянской ботанико-географической провинции (Куминова, 1960). Этот вид описан из Манжерокского озера и найден пока только в нем. Остальные виды широко расселены по водоемам различных материков или в северной Евразии (11 видов с космополитным типом ареалов, 10 видов — с голарктическим, 3 вида — с евразийским).

Большинство видов ежегодно цветет и плодоносит в озере, но сроки развития из года в год не совпадают. Наблюдаются значительные отклонения в развитии: например запаздывание в цветении и плодоношении может быть на 20—25 дней. Это наблюдалось летом 1975 г., когда сложился неблагоприятный комплекс погодных условий. Цветение и плодоношение гидриллы мутовчатой, роголистника погруженного и ряски маленькой в период наблюдений не отмечались. Это, видимо, связано с биологией этих растений, цветущих и плодоносящих вообще очень редко. Пузырчатка обыкновенная цветет в озере лишь в отдельные годы.

В зависимости от глубины, характера грунта и температурного режима, от эколого-биологической природы растений в озере сложились и четко различаются следующие основные водные группировки: 1) водяного ореха с участием гидриллы мутовчатой и редких экземпляров кувшинки чистобелой, 2) кувшинково-разнотравная, 3) группировка сплавины.

Группировка водяного ореха (см. рисунок) — самая крупная по площади (5 га) и наиболее типичная для этого озера. Группировка разъединена на две более или менее одинаковых по площади части. Одна часть расположена в северо-восточном конце озера, другая — в юго-западном. Распределению группировки соответствует в среднем глубина от 140 до 180 см. Но отдельные экземпляры водяного ореха изолированно могут встречаться на глубинах 30—40 и 220—270 см. Прозрачность воды в пределах группировки в зависимости от месяца и погодных условий сильно меняется. В июне—июле она равна 60, в конце августа 150—180 см. Во время дождей прозрачность воды резко понижается вследствие взмучивания донного ила и главным образом сноса почвы в озеро грязевыми потоками с расположенного на западном берегу поля. Температура воды у поверхности в жаркие летние дни равна 23—26, у дна — на 1.5—2.5° С ниже. Грунт — мощная толща сапропеля.

Во время полного развития водяного ореха (конец июля—начало августа) поверхность воды в обоих концах озера почти сплошь покрыта его розетками. При покрытии воды на 90—95% на 1 м² насчитывается 47—62 розеток (6—12 экземпляров растений). По зеленому ковру водяного ореха на расстоянии 8—20 м друг от друга рассеяны одиночные экземпляры или небольшие группы кувшинки чистобелой. При максимальном смыкании розеток заросли водяного ореха чистые, при некотором разрежении во втором ярусе на дне встречаются водяной мох и рдест сплюснутый. Ближе к берегам заросли водяного ореха изреживаются, а в «окнах» свободной воды поселяются другие растения. Особенно это хорошо прослеживается у юго-западного берега. Здесь большое участие в зарослях водяного ореха принимает другое характерное растение этого водоема — гидрилла (водяница) мутовчатая. Она развивается большей частью на глубине 0.8—1.2 м вблизи берегов или образует обособленные скопления среди водяного ореха вдали от берега. В последнем случае ее побеги выносятся к самой поверхности воды, а высота стеблей достигает 170 см. Основная масса гидриллы мутовчатой сконцентрирована у юго-западного конца озера. Однако ее можно встретить вдоль западного и восточного берегов. В пределах северо-восточной части группировки гидрилла мутовчатая образует небольшие пятна зарослей.

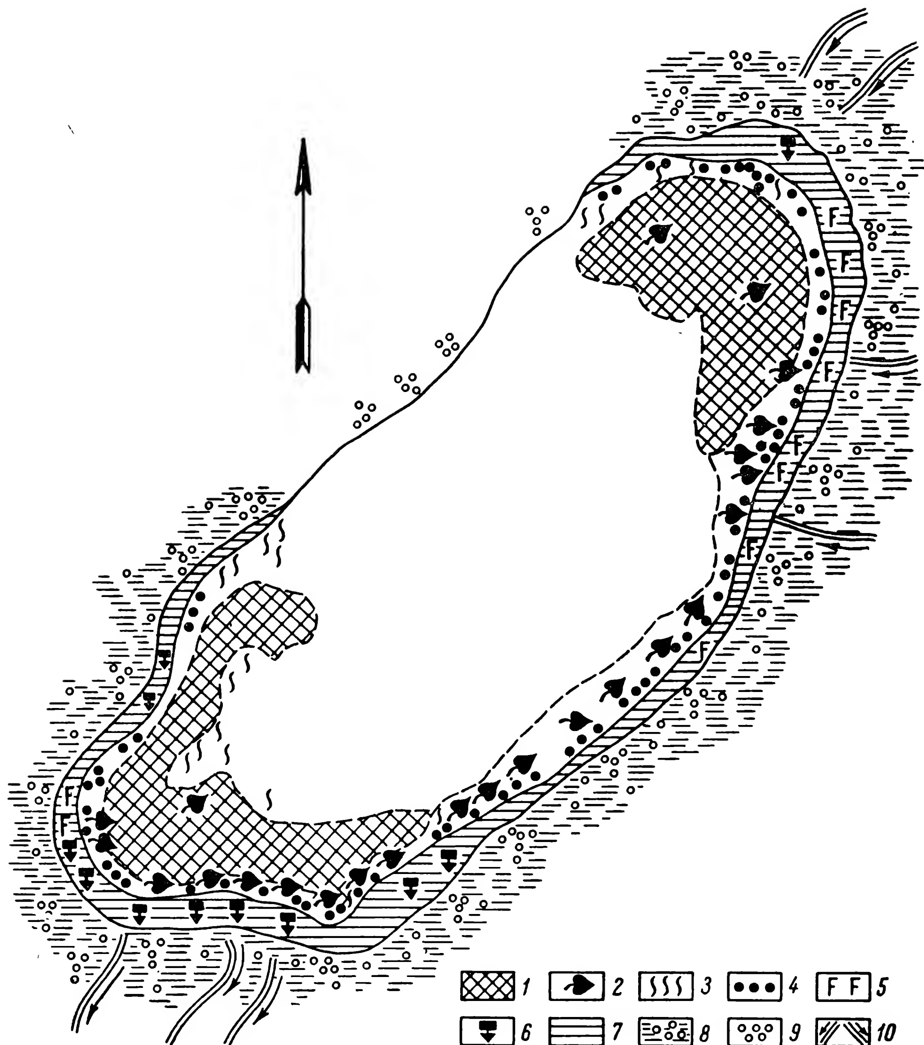


Схема зарастания Манжерокского озера.

1 — группировка водяного ореха гребенчатого, *2* — кувшинково-разнотравная группировка, *3* — гидрилла мутовчатая, *4* — камыш озерный, *5* — тростник южный, *6* — рогоз широколистный, *7* — группировка сплавины (вахта трехлистная, белокрыльник болотный, осоки и др.), *8* — заболоченный берег с угнетенным сосново-березовым лесом и кустарниками, *9* — кустарники (ива, черемуха, калина), *10* — впадающие в озеро и истекающие из него ручьи среди заболоченного берега.

Кувшинково-разнотравная группировка по площади более чем в 2 раза уступает группировке водяного ореха. Занимает узкую полосу шириной от 5 до 60 м вдоль юго-западного и восточного берегов. Глубина произрастания растений от 30 до 160 см. Грунт у берега, где развита сплавина, грубодетритный темно-коричневого цвета. На расстоянии 10—20 м от берега он постепенно заменяется на типичный сапропель. Прогрев воды в июне—июле максимальный для этого озера. Прозрачность — до самого дна, но может понижаться до 60 см во время ливневых дождей.

Наряду с основным видом — кувшинкой чистобелой, растущей группами, — здесь изредка встречается кувшинка малая. Из растений с плавающими листьями на протяжении всей площади распространения группировки растут рдест плавающий, ежеголовник всплывающий, стрелолист плавающий и отдельные экземпляры или небольшие пятна зарослей водяного ореха. В летний период все они теряются среди обилия листьев кувшинки, но хорошо проявляются в начале октября, когда ее листья сильно изреживаются. Из погруженных растений в этой группировке ближе к берегу произрастают рдест стеблеобъемлющий,

очень редко — рдест длиннейший, изредка встречаются пузырчатка обыкновенная, роголистник погруженный, хара, нителла, водяной мох, а у самого края сплавины — ряска маленькая. На границе контакта группировок кувшинково-разнотравной и водяного ореха наблюдается переходная зона, где кувшинки равномерно чередуются с водяным орехом.

Группировка сплавины. Особенностью в зарастании озера является наличие в нем сплавины. Она окаймляет его на большей части береговой линии. Лишь около 500 м средней части западного берега не имеет ее. Ширина сплавины варьирует в пределах от 5 до 45 м. В направлении своей ширины от воды в сторону заболоченного леса с кустарниками сплавина делится на две части: 1) плавающую на воде (надводная сплавина), ширина которой не превышает 5—8 м; 2) прикрепленную (надиловая сплавина), пронизанную корневыми системами растений и прикрепленную к мягкому субстрату прибрежной зоны, который она перекрывает.

Главными растениями-сплавинообразователями, идущими в авангарде нарастания в сторону воды, выступают вахта трехлистная, белокрыльник болотный и ювенильная форма кочедыжника женского, заносимого сюда из близлежащих фитоценозов. Не менее важное значение имеют сабельник болотный и особенно осоки: бутылочная, шершавоплодная, прямоколосая, сближенная. В юго-западном конце озера как сплавинообразователь имеет значение рогоз широколистный, а ближе к северо-восточному — редкое растение водоема — тростник южный. Здесь же у самого края сплавины встречается водокрас обыкновенный. Часть сплавины, прикрепленная в основном за счет корневых систем осок, служит местом поселения влаголюбивых злаков и многих других, попавших из леса травянистых растений.

Нарастание сплавины в озере более интенсивно происходит у южного и юго-восточного берегов. Здесь она молодая, наиболее широкая и резко отграничена от древесно-кустарникового пояса. По северо-восточному берегу под ударами волн, направленных в эту сторону, сплавина все время разрушается. Сохраняется лишь часть ее, укрепленная корнями кустарников и деревьев.

На всем протяжении сплавины у самого края ее расположена узкая кайма (5—12 м ширины) разреженных и прерывистых зарослей камыша озерного, растущего на глубине 60—80 см и предпочитающего торфяной ил. Таким образом, характер общего зарастания водной растительностью Манжерокского озера определяется тремя описанными выше группировками. Из них следует выделить главную, характеризующую особенность данного водоема, — группировку водяного ореха с участием гидриллы мутовчатой и кувшинки чистобелой. В зависимости от состояния развития (фенологических фаз) водяного ореха, кувшинки чистобелой, вахты трехлистной и других в течение лета наблюдаются периодические изменения водной поверхности озера и его сплавины. Можно выделить несколько таких изменений в водоеме за период вегетации.

1. Начало мая. Поверхность озера свободна от растений с плавающими листьями. Температура воды вдоль берегов как на поверхности, так и у дна 16—19° С, на дне в это время идет прорастание водяного ореха, на сплавине апогей цветения вахты трехлистной и некоторых осок.

2. Конец июня—начало июля. Прогрев воды в местах скопления растительности максимальный. Усиленная вегетация водяного ореха, кувшинки и др. Поверхность воды покрывается листьями, развитыми еще не полностью.

3. Середина июля. Полное развитие розеток водяного ореха и листьев кувшинки, апогей их цветения. Зеркало воды на значительной площади у юго-западного и северо-восточного концов озера и вдоль восточного берега почти сплошь покрыто розетками водяного ореха и в меньшей степени — листьями кувшинки чистобелой и других растений с плавающими листьями. Резко выделяется центральная часть озера, не имеющая макрофитов.

4. Начало августа. Окончание цветения и плодоношение водяного ореха. Кувшинка чистобелая цветет, завязываются плоды. Зеркало воды озера покрыто водной растительностью в тех же местах, как и в июле.

5. Середина сентября. Опад плодов и листьев водяного ореха и погружение его стеблей в воду. Начало изреживания листьев кувшинки, резкая смена поверхности зеркала озера, связанная с исчезновением водяного ореха.

6. Середина октября. Зеркало воды озера совершенно свободно от водяного ореха. На площади распространения кувшинково-разнотравной группировки остаются лишь немногие ее листья. Четко проявляются рдест плавающий, стрелолист плавающий, ежеголовник всплывающий. Температура воды снижается до 6—9° С.

Интересной особенностью Манжерокского озера является незаселенность его макрофитами в центральной части. Это обусловлено, видимо, не фактором глубины (глубина не превышает 2.5—2.8 м) и не отсутствием подходящего субстрата (имеется мягкая толща сапропеля), а особым температурным режимом водных масс, о котором говорилось выше. Температурный барьер центральной части озера не только препятствует продвижению сюда водных растений, в том числе и водяного ореха, но и ведет к нарушению распределения поясов водной растительности.

В равнинных водоемах по мере увеличения глубины за поясом растений с плавающими листьями обычно следует пояс погруженных растений (рдесты, харовые водоросли, водяные мхи). В Манжерокском озере пояс погруженных растений смещен к берегам, прослеживается неясно, так как совмещен с поясом растений с плавающими листьями.

В заключение следует отметить особенности Манжерокского озера в связи с его составом водной флоры и характером растительности.

По видовому составу макрофитов, их числу и характеру растительных группировок данное озеро резко отличается от изученных нами озер среднегорного и высокогорного Алтая. Например, в Теньгинском озере, расположенном в Теньгинской степи на высоте более 1000 м над ур. м., в состав основных растительных группировок входят различные виды харовых водорослей, рдест гребенчатый, пузырчатка обыкновенная, уруть колосистая и рдест плавающий (Ильин, 1971а). Сходные по составу растительные группировки (без пузырчатки обыкновенной) свойственны озерам в окрестностях с. Кош-Агач (около 1900 м над ур. м). В озерах горнотаежного пояса, например в верховьях рек Большого и Малого Улаганов (1600—1700 м над ур. м.), в состав ведущих водных группировок входят гречиха земноводная, уруть колосистая и рдесты: длиннейший, блестящий, плавающий, а также харовые водоросли и водяные мхи. В высокогорном озере Джулу-Коль, расположенном на Чулышманском плато (свыше 2000 м над ур. м.), водные группировки представлены ряской тройчатой, роголистником погруженным и рдестами: сплюснутым, длиннейшим, стеблеобъемлющим (Ильин, 1976).

По числу видов водных и прибрежно-водных растений Манжерокское озеро занимает одно из первых мест среди изученных озер Алтая. В этом отношении оно также не имеет сходства с озерами горных районов, а напоминает озера предгорного Алтая, отличающиеся самой высокой насыщенностью (табл. 3).

Почти одинаковый численный состав макрофитов и наличие некоторых общих видов растений в какой-то мере сближает Манжерокское озеро с озерами предгорного пояса, в которых также обитает водяной орех (другой вид) — Кано-

ТАБЛИЦА 3

Общее число видов и наличие некоторых растений в озерах Алтая

Озеро	Высота озера над ур. м., м	Число макрофитов	Водяной орех	Кувшинка чистобелая	Кувшинка малая	Водокрас обыкновенный	Гидрилла мутовчатая
Канонерское	190	25	+	+	—	+	+
Хомутина	190	23	+	+	—	+	+
Манжерокское	423	25	+	+	+	+	+
Колыванское	439	27	+	+	+	—	—
Айское	380	16	—	—	—	+	—
Телецкое	434	17	—	—	—	—	—
Теньгинское	1144	18	—	—	—	—	+
Нижнее Мультинское	1710	2	—	—	—	—	—
Джулу-Коль	2170	11	—	—	—	—	—

нерским, Хомутиной, расположенных у г. Бийска, в 10 км выше устья р. Катуни, и Колыванским (бассейн р. Чарыш). Общими для этих озер, кроме рода *Trapa* L., являются виды, отсутствующие в горных озерах, — кувшинка чисто-белая, кувшинка малая, водокрас обыкновенный и очень редкая для водоемов всего Алтайского края гидрилла мутовчатая.

Некоторое флористическое сходство Манжерокского озера с другими озерами предгорного Алтая, в которых обитает водяной орех, и наличие в них одинаковых растительных группировок объясняется, по-видимому, одинаковым комплексом экологических условий, действием сравнительно мягкого климата в предгорном и низкогорном поясах и, возможно, существовавшими связями в древности.

По поводу вопросов о том, когда сложились благоприятные условия в Манжерокском озере для поселения в нем водяного ореха, гидриллы мутовчатой и других видов, существовали ли недавние связи между ним и другими водяно-ореховыми озерами предгорной полосы Алтая, можно сказать следующее. Манжерокское озеро — сравнительно древний водоем. Возраст его определяется возрастом террасы, на которой оно расположено (Дибнер, 1951), и его происхождением (Селедцов, 1963). Оно уже существовало, когда еще не было таких озер, как Канонерское, Хомутина и исчезнувшее в последние 20 лет оз. Рогулёчное (все в пойме р. Катуни, в 10 км от ее устья).

Манжерокское озеро прошло стадию протоки, а затем старицы р. Катуни. И на этой стадии оно еще в древнее время, вероятно, было заселено водяным орехом и другими растениями. В дальнейшем вследствие неотектонических движений на Алтае русло р. Катуни на участке расположения озера несколько изменило свое направление, одновременно произошло его сильное углубление. Бывшая старица, ставшая озером, отделилась от реки, осталась в стороне от нее и оказалась выше уровня реки на 88 м (Селедцов, 1963). Благодаря окружающим с востока и севера горам озеро обеспечено достаточной водосборной площадью, необходимой для поддержания его уровня.

В пользу предположения о длительном периоде произрастания водяного ореха в Манжерокском озере говорят следующие факты:

1. Полное доминирование водяного ореха в озере. По литературным данным (Шилов, Михайлова, 1970), заросли водяного ореха относятся к наиболее стабильным и устойчивым фитоценозам, одновременно это растение является сильным конкурентом для других водных растений.

2. Мощная толща озерного ила сапропеля (больше 5 м) могла отложиться лишь за длительный период времени и при участии основного макрофита этого озера — водяного ореха. По нашим предварительным подсчетам, только за счет водяного ореха в озеро ежегодно вносится около 10—12 т плодов и несколько десятков тонн зеленой массы листьев, стеблей, корней. По данным Н. Н. Воронихина (1953), сапропелевые отложения многих озер северо-запада СССР образовались за последние 12—15 тыс. лет.

3. Морфологические отличия плодов, листьев, корневых систем и некоторые биологические особенности водяного ореха из Манжерокского озера (*Trapa pectinata*) и водяного ореха, которым заселены озера Канонерское, Хомутина (очень мало) и Колыванское (*T. kasachstanica* V. Vassil.), могли возникнуть при условии длительной изоляции, на что ранее указывала А. В. Куминова (1960).

Исходя из вышеизложенного, трудно предположить, что Манжерокское озеро недавно заселено водяным орехом. Еще труднее допустить возможность переселения его в недавнем прошлом вверх по р. Катуни из какого-либо водяноорехового водоема предгорного Алтая.

Водяной орех — обитатель спокойных вод, чувствителен к повторяющимся резким колебаниям уровня воды. Сохранению водяного ореха с древних времен до наших дней способствовали зарегулированность уровня воды в Манжерокском озере и его особое географическое положение в долине р. Катуни. Располагаясь в крутом изгибе долины, где когда-то проходило русло р. Катуни, озеро хорошо защищено выступами гор от действия долинных ветров. Значительное превышение его уровня по сравнению с уровнем р. Катуни, удаление от современного русла реки, сосновый бор террасы, — все это предохранило воды озера от сильных и частых волнений, всегда глубительно действующих на заросли водяного

ореха. Пологая форма озерной котловины обусловила развитие в этом озере обширной площади мелководья с глубиной 140—180 см, на которой обычно и поселяется водяной орех.

Изучение флоры и растительности озера, проведенное нами в течение ряда летних сезонов, показывает, что его первозданная природа, в том числе и уникальная водная флора, испытывают отрицательное воздействие антропогенного фактора. Непосредственные наблюдения во время ливневых дождей дают возможность утверждать, что с расположенных на западном берегу посевов с потоками воды в озеро сносится большая масса почвы, насыщенная удобрениями. Это привело к некоторому обмелению озера и ухудшило в последние 8 лет качество его воды. Прозрачность ее в летний период заметно стала ниже. Этот неблагоприятный фактор отразился на некоторых водных растениях. Например, очень редкими стали пузырчатка обыкновенная и роголистник погруженный. Наступили, вероятно, и другие сдвиги в гидробиоценозах озера. Не регламентированное посещение озера местным населением и особенно туристами (несколько тысяч за сезон), купание, вырывание водяного ореха, кувшинок и других видов привели к сокращению площади их зарослей.

В заключение можно сделать следующие выводы:

1. Водная флора и растительность Манжерокского озера резко отличаются от флоры и растительности других озер, находящихся в среднегорном и высокогорном Алтае, но обнаруживают некоторое сходство с озерами, расположенными в пойме р. Катуни близ г. Бийска, и Колыванским озером (бассейн р. Чарыш), в которых обитает водяной орех.

2. По характеру водной растительности Манжерокское озеро, согласно предложенной нами классификации озер Алтая (Ильин, 1976), относится к группе водяноореховых озер с кувшинкой чистобелой. Площадь зарослей водяного ореха гребенчатого в озере самая крупная среди всех подобных озер Алтайского края.

3. Среди 25 произрастающих в озере макрофитов 5 видов (гидрилла мутовчатая, водокрас обыкновенный, кувшинка чистобелая, кувшинка малая, тростянка приозерная) не вошли в списки флоры Горного Алтая.

4. Манжерокское озеро благодаря произрастанию в нем алтайского эндемика и третичного реликта — водяного ореха гребенчатого *Trapa pectinata* — и уникальности водной группировки, образуемой им, является природным памятником и достопримечательностью не только Горно-Алтайской автономной области, но и в целом СССР. Ввиду этого совершенно недопустимы какие-либо переустройства этого водоема, например расчистка от ила или поднятие уровня его воды, так как это повлечет за собой разрушение уникального растительного сообщества. Озеро нуждается во введении полного заповедного режима. Неотложными мерами еще до введения режима полного заповедания на озере в данный момент являются: 1) расширение заложенной по западному берегу 50-метровой водоохранной лесополосы до 300—400 м, 2) упорядочение посещения озера местным населением и туристами и контроль за ним.

ЛИТЕРАТУРА

Белавская А. П. (1975). Высшая водная растительность. В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., Наука. — Верещагин В. И. (1907). По Восточному Алтаю. Дневник путешествий 1905 г. Алтайский сборник, 6. Барнаул, Изд. Тип.-лит. Главн. упр. Алтайского округа. — Воронихин Н. Н. (1953). Растительный мир континентальных водоемов. М.; Л., Изд. АН СССР. — Гаевская Н. С. (1966). Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. М., Наука. — Дибнер В. Д. (1951). Водяной орех в долине р. Катуни. Природа, 2. — Доброхотова К. В. (1971). Некоторые данные о продуктивности гидромакрофитов Аральского моря. Бот. ж., 56, 12. — Ильин В. В. (1971а). Водная растительность Теньгинского озера. В кн.: Природа и природные ресурсы Горного Алтая (материалы конф., состоявшейся в г. Горно-Алтайске в феврале 1969 г.). Горно-Алтайск, Изд. Горно-Алт. отд. ВГО. — Ильин В. В. (1971б). Нителла в озерах Горного Алтая. В кн.: Природа и природные ресурсы Горного Алтая (материалы конф., состоявшейся в г. Горно-Алтайске в феврале 1969 г.). Горно-Алтайск, Изд. Горно-Алт. отд. ВГО. — Ильин В. В. (1974). Водные растения озера Айского. В кн.: Вопросы ботаники. Барнаул. — Ильин В. В. (1976). К вопросу о классификации озер Алтая. В кн.: Вопросы географии Горного Алтая. Барнаул. — Катанская В. М. (1956). Методика исследования высшей водной растительности. В кн.: Жизнь пресных вод СССР, 4, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Кирсанина Е. Ф., Мельник П. Е. (1959). Ботанические экскурсии. В кн.: В помощь учи-

телю биологии. Горно-Алтайск, Горно-Алт. кн. изд. — Крылов П. Н. (1919). Флористические этюды прикатунского края. Изв. Томск. отд. РБО, 1. Томск, Изд. Томск. отд. РБО. — Куминова А. В. (1960). Растительный покров Алтая. Новосибирск, Изд. СО АН СССР. — Лепилова Г. К. (1934). Инструкция для полевого исследования высшей водной растительности. В кн.: Инструкции по биологическому исследованию вод, 2. Биология материковых вод, разд. А, 5. Л., Изд. Гос. гидролог. инст. — Лепнева С. Г. (1950). Жизнь в озерах. В кн.: Жизнь пресных вод СССР, 3. М.; Л., Изд. АН СССР. — Селедцов Н. Г. (1963). Айское, Манжерокское и Теньгинское озера Горного Алтая. Изв. Алтайск. отд. ВГО. Горно-Алтайск, Горно-Алт. кн. изд. — Федченко Б. А. (1949). Высшие растения. В кн.: Жизнь пресных вод СССР, 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Чечегоева Е. В., Оводова Г. П. (1961). Исследование вод и грязей целебных источников Горного Алтая. В кн.: Материалы к первой научной конференции Общ. научн.-иссл. инст. (ОНИИ). Горно-Алтайск, Горно-Алт. кн. изд. — Шилов М. П., Михайлова Т. Н. (1970). Экологические и фитоценотические особенности водяного ореха (*Trapa natans* L.) в пойменных водоемах Владимирской области. Экология, 5.

Горно-Алтайский
государственный педагогический институт.

Получено 29 IV 1980.

УДК 582.475 : 633.529.57

А. М. Голиков

ЯВЛЕНИЕ ДИССИММЕТРИИ ХВОИ У *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*)

A. M. GOLIKOV. PHENOMENON OF DISSYMETRY OF THE PINE-NEEDLES OF *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*)

Приводятся результаты изучения диссимметрической изменчивости хвои (брахибласт) на однолетних побегах в кронах 120—130-летних деревьев *Pinus sylvestris* и 2-летних сеянцах. Дана методика определения лево- и правоспиральной хвои. Показано, что количественное соотношение гомодромной и антидромной хвои на побегах связано с диссимметрией, порядком ветвления, величиной и сексуализацией побегов, а также с ростом 2-летних сеянцев.

Диссимметрия у растений обнаруживается не только в строении растений в целом, но и в конфигурации отдельных органов (Сулима, 1970).

Правые и левые формы листьев отмечены у многих травянистых и кустарниковых растений (Кренке, 1933—1935; Молотковский, 1961; Урманцев, 1961, 1970; Никулин, 1968). При этом было показано функциональное различие морфологических модификаций листьев, что нашло свое отражение в физиологических и биологических показателях.

У *Pinus sylvestris* L. сравнительно широко исследована диссимметрия побегов и шишек, обусловленная левизной и правизной филлотаксиса, которая проявляется на морфологическом уровне в строении этих органов (Хохрин, 1970, 1977; Бакшаева, 1971).

Вместе с тем диссимметрия хвои (брахибласт) почти не изучалась. Некоторые сведения о левизне—правизне хвои можно найти в работе Ю. А. Урманцева (1961). По-видимому, это первое сообщение о диссимметрии хвои, где автор отмечает, что на каждом побеге сосны встречается как левая (*l*), так и правая (*d*) хвоя. Других данных о диссимметрии хвои нет. В связи с этим наши исследования предусматривали следующие задачи: разработать методику определения левизны—правизны хвои (брахибласт) сосны обыкновенной; выявить характер естественного распределения *l*- и *d*-хвои на однолетних побегах в кронах 120—130-летних деревьев в связи с диссимметрией побегов, их величиной и сексуализацией; выявить соотношение *l*- и *d*-хвои на 2-летних сеянцах в связи с их ростом.

Известно, что у сосны обыкновенной хвоинки в двуххвойных пучках изогнуты и направлены в разные стороны. Если совместить одну хвоинку с другой, то хорошо будет заметно их спиральное закручивание. При этом одни двуххвойные пучки хвои закручиваются в одну сторону, другие — в другую. Учи-

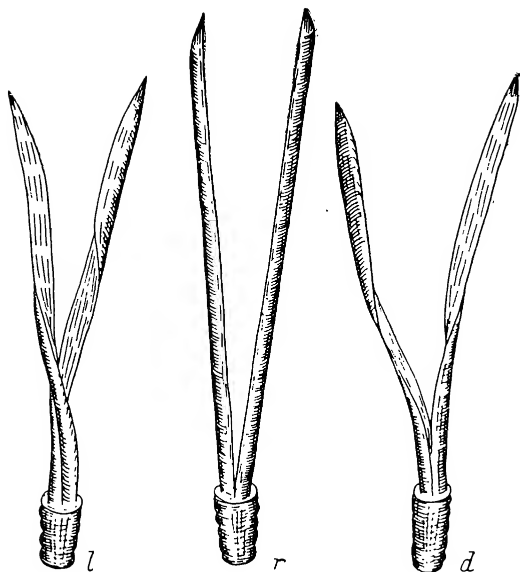


Рис. 1. Левая (*l*), правая (*d*) и рацемическая (*r*) формы хвои (брахибласта) *Pinus sylvestris.*

тывая единый методический подход определения правых и левых форм, который был применен А. В. Хохриным (1970) для побегов и шишек сосны обыкновенной, считаем правыми такие брахибласты, у которых закручивание хвоинок идет слева вверх направо (если смотреть сбоку на брахибласт), у левых — справа вверх налево. Брахибласты, у которых не выражено закручивание хвои (что очень редко встречается), следует назвать рацемическими (рис. 1).

Если принять одно направление по ходу роста хвои, то закручивание у *l*- и *d*-хвои при разных видах на хвою (сверху, снизу) будет разнонаправленным (табл. 1).

Стабильность многих морфологических признаков деревьев проявляется в зрелом возрасте (Мамаев, 1972), поэтому основной сбор материала для изучения *l*- и *d*-хвои проводился со 125—130-летних деревьев сосны. Так, в сосняке черничном II класса бонитета (Псковский лесхоз) с четырех деревьев сосны обыкновенной были заготовлены однолетние побеги раздельно с первого по пятый порядок ветвления. У каждого побега определялись левизна—правизна по методике Хохрина (1970); число *l*- и *d*-хвои; длина и диаметр (у его основания); сексуализация (по образованию женских и мужских генеративных органов). Всего обследовано 755 побегов, из них 50.7% составили правые формы и 49.3% — левые. Следует отметить, что основное число левых и правых побегов первого и второго порядков имели соотношение парастих (спиралей хвои) 3 и 5, а побеги третьего и более высших порядков — 2 и 3.

При изучении диссимметрии хвои было обнаружено, что каждый побег сосны обыкновенной образует *l*- и *d*-хвою, но с различными вероятностями, причем численное преобладание какой-либо конфигурации хвои на побеге связано, как правило, с ее большей длиной.

Важно заметить, что хвоя на побеге, имеющая одинаковый с ним знак диссимметрии, названа гомодромной, а имеющая противоположный знак — антидромной. Эти понятия не противоречат сущности явления гомо-антидромии побегов и шишек, установленных Хохриным (1977) у сосны обыкновенной.

ТАБЛИЦА 1

Различие левой и правой хвои (брахибласт) по ее закручиванию

Вид на хвою	Левая хвоя	Правая хвоя
Сверху		
Снизу		

ТАБЛИЦА 2

Число гомодромных и антидромных побегов по диссимметрии хвои на разных порядках ветвления в кронах 125—130-летних деревьев *Pinus sylvestris*

Порядок ветвления побегов	Всего изучено побегов, шт.	Типы побегов по диссимметрии хвои, %: гомодромные	антидромные
Первый	135	89.6	10.4
Второй	200	67.5	32.5
Третий	200	7.5	92.5
Четвертый	120	1.0	99.0
Пятый	100	—	100

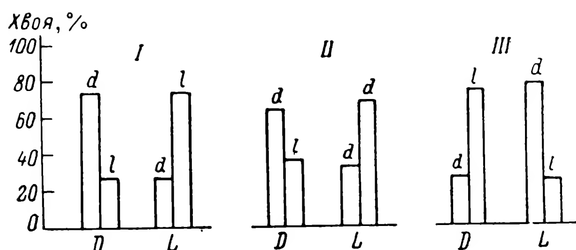
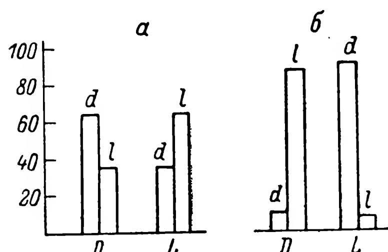


Рис. 2. Соотношение гомодромной и антидромной хвои на левых и правых однолетних побегах разных порядков ветвления и на побегах разного пола в кронах 125—130-летних деревьев *Pinus sylvestris*.

I—III — порядки побегов ветвления, *а* — женские побеги, *б* — мужские. *D* — правые побеги, *L* — левые, *d* — правая хвоя, *l* — левая.



Дальнейшие результаты исследований показали (рис. 2), что численное соотношение *l*- и *d*-хвои на побегах зависит не только от левизны и правизны данных побегов, но и от места их образования в системе ветвления кроны. Так, число гомодромной и антидромной хвои на всех побегах первых порядков составило в процентах от их общего числа соответственно 75.8 и 24.2, а на побегах вторых порядков — 63.7 и 36.3. Если на побегах первых и вторых порядков наблюдается численное преобладание гомодромной хвои, то для побегов третьих и более высоких порядков ветвления, наоборот, — антидромной хвои (70—80%).

Таким образом, у большинства побегов первого и второго порядков проявляется положительная связь между левизной—правизной побегов и диссимметрией хвои. На побегах более высших порядков ветвления наблюдается обратная зависимость. Эти данные существенно подтверждают результаты исследований Хохрина (1977), который установил как положительную, так и отрицательную корреляцию при взаимодействии диссимметричных органов.

Число гомодромных и антидромных побегов по диссимметрии хвои также существенно варьирует по порядкам ветвления (табл. 2).

Наибольшее число гомодромных побегов зафиксировано на первых и вторых порядках, а число антидромных побегов резко возрастает на более высоких порядках ветвления. Исследования размеров этих побегов показали, что гомодромные побеги превосходят антидромные: по длине в 2.0, по диаметру — в 1.6 раза. Примечателен тот факт, что рост однолетних гомодромных и антидромных побегов строго детерминирован в определенных пределах. Об этом свидетельствуют двухвершинная кривая изменчивости длины и диаметра этих побегов, а также различный размах колебаний по их размерам. Так, длина гомодромных побегов колеблется от 5.0 до 22.7 см, диаметр — от 3.0 до 8.3, средние показатели соответственно — 10.8 см и 4.9 мм. Длина антидромных побегов колебалась от 1.8 до 9.9 см, диаметр — от 1.5 до 5.0, средние показатели соответственно — 5.0 см и 3.0 мм. Наибольшей изменчивостью размеров характеризуются гомодромные побеги, у которых коэффициенты вариации составили: по длине — 38.9, по диаметру — 33.8%, тогда как у антидромных побегов эти показатели соответственно равнялись 33.7 и 27.1%.

При изучении численного соотношения гомодромной и антидромной хвои на побегах разного пола установлено (рис. 2), что на женских побегах преобладает гомодромная хвоя, а на мужских — антидромная. Из всех исследованных мужских побегов не было обнаружено ни одного гомодромного побега по диссимметрии хвои, т. е. у *L* побегов преобладала *d*-хвоя, а у *D* побегов — *l*-хвоя. Среди побегов с женской сексуализацией встречаются как гомодромные, так и антидромные побеги по диссимметрии хвои, что составило в процентах от их общего количества соответственно 65.3 и 34.7. Следует отметить, что длина шишек и вес семян с гомодромных побегов оказался больше, чем с антидромных по диссимметрии хвои. Эти различия статистически достоверны ($t > 3$). Энергия прорастания и всхожесть семян из шишек с гомодромных побегов на 10—20% выше, чем с антидромных (t=1.8—2.3).

У сосны обыкновенной, начиная со 2-го года жизни, появляются брахибласты с настоящей хвоей. Изучение диссимметрии хвои у 2-летних сеянцев показало, что у одних преобладает гомодромная хвоя, а у других — антидромная. Если учесть тот факт, что для роста каждого сеянца, в частности в теплице, были созданы практически разные условия, то различия их по численному соотношению гомодромной и антидромной хвои, по-видимому, обусловлены генетической неоднородностью самих же сеянцев. Данные табл. 3 показывают лучший рост гомодромных сеянцев по диссимметрии хвои, чем антидромных: по высоте в 1.7—1.8, по диаметру — в 1.6 раза. Отличаются они и по другим морфологическим признакам. Так, антидромные сеянцы в теплице имели от 0 до 4 боковых почек (побегов), а гомодромные — от 3 до 8. Скрученность хвои сильнее выражена у гомодромных сеянцев. Антидромия по диссимметрии хвои присуща, как правило, сеянцам с меньшим числом семядолей (3—5), а гомодромия характерна для сеянцев с большим числом семядолей (6—8).

ТАБЛИЦА 3

Некоторые средние показатели роста гомодромных и антидромных по диссимметрии хвои 2-летних сеянцев сосны обыкновенной, выращенных в теплице и в открытом грунте

Гомо- и антидромия сеянцев по диссимметрии хвои	Теплица		Открытый грунт	
	высота, см	диаметр корневой шейки, мм	высота, см	диаметр корневой шейки, мм
Гомодромные	29.4	6.2	18.2	4.1
Антидромные	17.2	3.8	8.9	2.6

Результаты проведенных исследований позволяют полагать, что явление диссимметрии хвои играет определенную роль в росте и сексуализации побегов. Разное численное соотношение гомо- и антидромной хвои на однолетних побегах в кронах 125—130-летних деревьев сосны обыкновенной указывает на их биологическую разнокачественность и отражает, по-видимому, энергетическое состояние побегов. Все это указывает на то, что в пределах кроны (особи) существует гомо-антидромный механизм по диссимметрии хвои, который, вероятно, регулирует разделение физиологических функций побегов.

Различие 2-летних сеянцев по численному соотношению лево- и правоспиральной хвои свидетельствует о неполной их физиологической идентичности. Гомодромные сеянцы по диссимметрии хвои, очевидно, обладают большей физиологической активностью, тогда как антидромные — меньшей.

Результаты данного исследования могут иметь важное значение для решения, в частности, вопросов о подборе прививочных компонентов при создании лесосеменных плантаций сосны обыкновенной, а также при ранней диагностике на быстроту роста.

ЛИТЕРАТУРА

Бакшаева В. И. (1971). Явление диссимметрии морфологических признаков вегетативных и генеративных органов сосны и ели в Карелии. Лесоведение, 6. — Кренке Н. П. (1933—1935). Феногенетическая изменчивость, 1. М., Изд. Биол. инст. им. К. А. Тимирязева. — Мамаев С. А. (1972). Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., Наука. — Молотковский Г. Х. (1961). Полярность развития растений. Изд. Львовск. гос. унив. — Никулин А. В. (1968). Диссимметричность и качество сахарной свеклы. Автореф. канд. дис. — Сулима Ю. Г. (1970). Биосимметрические и биоритмические явления и признаки у сельскохозяйственных растений. Кишинев, Изд. АН МССР. — Урманцев Ю. А. (1961). Некоторые вопросы и проблемы диссимметрии в природе. ДАН СССР, 140, 6. — Урманцев Ю. А. (1970). Изомерия в живой природе. 1. Теория. Бот. ж., 55, 2. — Хохрин А. В. (1970). Методика отбора правых и левых форм у сосны обыкновенной и других пород. В кн.: Леса Урала и хозяйство в них, 5. Свердловск. — Хохрин А. В. (1977). Внутривидовая диссимметрическая изменчивость древесных растений в связи с их экологией. Автореф. докт. дис. Свердловск.

Ленинградский научно-исследовательский институт лесного хозяйства.

Получено 23 XII 1980.

УДК 581.9(571.511)

Н. М. Деева, В. В. Михайлов, Н. А. Резункова

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ИНДЕКСА ЛИСТОВОЙ ПОВЕРХНОСТИ ОСНОВНЫХ ДОМИНАНТОВ ДРИАДОВО-ОСОКОВО-МОХОВОЙ МЕЛКОБУГОРКОВОЙ ТУНДРЫ (ЗАПАДНЫЙ ТАЙМЫР)

N. M. DEEVA, V. V MIKHAILOV, N. A. RESUNKOVA. SEASONAL CHANGES OF THE INDEX OF THE LEAF SURFACE OF THE MAIN DOMINANTS OF THE DRYAS-SEDGE-MOSS HUMMOCK TUNDRA (WEST TAIMYR)

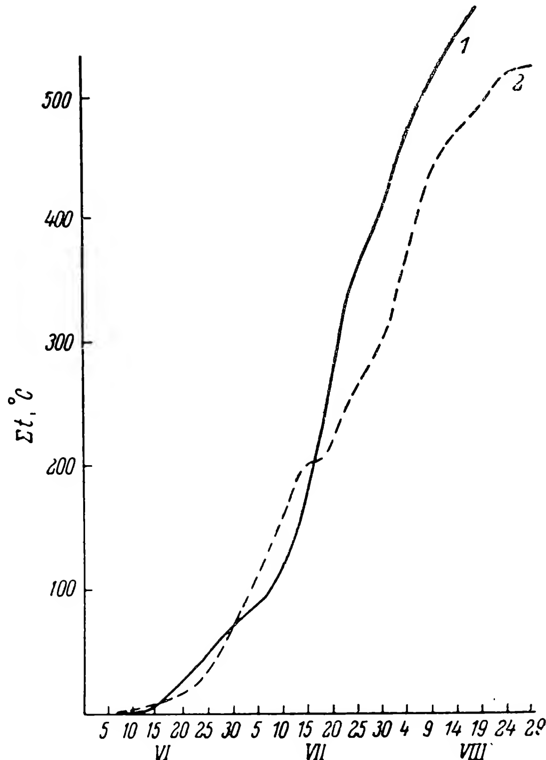
Сезонные изменения индекса листовой поверхности доминирующих видов дриадово-осоково-моховой мелкобугорковой тундры по результатам двухлетних исследований на Тарейском биогеоценологическом стационаре тесно согласуются с сезонным ходом накопления зеленой листовой массы. Выявлены погодичные различия в ходе сезонных изменений этих двух показателей.

Определение площади ассимиляционной поверхности растений и растительных сообществ и анализ сезонной динамики ее формирования и отмирания представляют значительный интерес при изучении вопроса продуктивности растений. В «Программе по изучению продуктивности наземных сообществ» (1965) отмечалось, что в каждом сообществе параллельно с определением биомассы должен измеряться и индекс листовой поверхности — отношение площади листовой поверхности растения к единице поверхности почвы. Индекс листовой поверхности можно считать мерой биомассы фотосинтезирующих растений (Одум, 1975). В работе P. Miller и L. Tieszen (1972) показано, что динамика первичной продуктивности тесно связана с изменениями величины листового индекса и угла наклона листьев растений арктических тундр. Определение текущего прироста биомассы и степени развития листовой поверхности у отдельных растений и в фитоценозах может рассматриваться и как один из вариантов фенометрического исследования (Лархер, 1978).

К настоящему времени накопилось довольно большое количество данных о площади листьев лесных, луговых и других растений, сведения же о площади листьев тундровых растений немногочисленны. Исследования по определению индекса листовой поверхности у растений тундр активизировались в период проведения МБП. Работы такого рода проводились на Аляске на мысе Барроу (Dennis, Tieszen, 1972; Tieszen, 1972, 1974; Caldwell et al., 1974), в Канаде на о. Девон (Svoboda, 1972, 1973; Muc, 1973), в Норвегии в альпийских тундрах (Berg et al., 1973). Из перечисленных работ следует, что величины индекса листовой поверхности, так же как и величины продуктивности, различны как у разных видов растений, так и в разных сообществах. Большой величиной индекса листовой поверхности характеризуются сообщества очень влажных местообитаний, чистые заросли *Dupontia fisheri* R. Br. и *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss. Максимальные значения индекса и для отдельных видов растений, и для растительных сообществ отмечены в период с 25 июля по 10 сентября.

В 1975 и 1976 гг. на Тарейском биогеоценологическом стационаре проводились работы по изучению сезонных изменений индекса листовой поверхности и сезонной динамики зеленой листовой массы доминирующих видов (*Carex bigelowii* Torr. ex Schwein. ssp. *arctisibirica* (Jurtz.) A. et D. Löve и *Dryas punctata* Juz.) дриадово-осоково-моховой мелкобугорковой тундры, представляющей зональный тип растительности. Исследования проводили по следующей методике. Запасы листовой фитомассы определяли укосным методом с интервалом в основном в 5 дней с площадок в 1 м^2 в 1975 г. и с площадок 0.25 м^2 в 1976 г. Площадки брали в 10-кратной повторности. Определение листовой массы растений проводили с учетом соотношения отдельных элементов нанорельефа мелкобугорковой тундры.

Рис. 1. Кривые сумм положительных среднесуточных температур воздуха за 1975 (*1*) и 1976 (*2*) гг.



Для определения удельной листовой поверхности (т. е. площади поверхности листа, приходящейся на 1 г абсолютно сухого веса) фотографировали листья, уложенные на мерную рамку размером 9×12 см, а затем печатали в увеличенном масштабе для повышения точности измерений. Площадь отпечатков листьев определяли путем сравнения веса бумаги, вырезанной по контуру листьев, с удельной площадью бумаги заданного веса. В одну мерную рамку закладывали около 100 листьев дриады или 20 листьев осоки и определяли общую листовую поверхность каждого растения, приходящуюся на 1 м² почвы, а также удельный индекс листовой поверхности, т. е. листовой индекс при 100%-м проективном покрытии вида. Кроме этого, проводили и фенологические наблюдения за растениями дриадово-осоково-моховой мелкобугорковой тундры. Подробное описание растительности мелкобугорковой тундры приведено в статье Н. В. Матвеевой и др. (1973).

В данном сообществе насчитывается 38 видов цветковых растений. Проективное покрытие *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica* — 10, *Dryas punctata* — 8, *Cassiope tetragona* (L.) D. Don — 1, для остальных видов сообщества оно меньше 0.5%. По нашим данным, *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica* и *Dryas punctata* составляют более 90% листовой массы цветковых растений сообщества. Оба вида — зимне-летнезеленые, вегетация их начинается сразу после схода снега. Глубина снежного покрова в бугорковой тундре в зимний период — 60 см (Матвеева, 1968). Возобновление вегетации растений в годы с теплыми веснами наблюдается к началу второй декады июня, в годы с поздними веснами — в конце июня.

Термические условия в 1975 и 1976 гг. оказались не очень контрастными, но все же различались, особенно в июле. Кривые сумм положительных среднесуточных температур воздуха нарастающим итогом представлены на рис. 1.

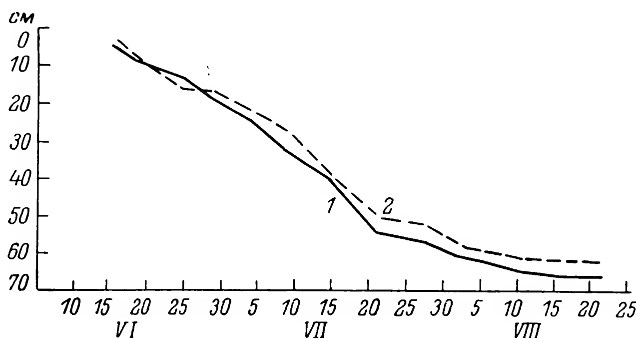


Рис. 2. Динамика оттаивания почвы в мелкобугорковой тундре в 1975 г.

1 — бугорок, *2* — ложбина.

ТАБЛИЦА 1

Изменение биомассы листьев (г/м²) и индекса листовой поверхности (м²/м²) в вегетационный период 1975 г.

Вид	12 VII	20 VII	25 VII	31 VII	5 VIII	15 VIII
Биомасса листьев						
Dryas punctata	1.9	2.8	5.4	5.4	5.7	2.6
Carex bigelowii ssp. *arctisibirica*	2.0	4.1	6.8	6.8	6.4	3.3
Индекс листовой поверхности						
Dryas punctata	0.022	0.033	0.064	0.064	0.067	0.031
Carex bigelowii ssp. *arctisibirica*	0.030	0.074	0.104	0.104	0.098	0.050

ТАБЛИЦА 2

Изменение биомассы листьев (г/м²) и индекса листовой поверхности (м²/м²) в вегетационный период 1976 г.

Вид	10 VII	16 VII	20 VII	25 VII	30 VII	5 VIII	10 VIII	15 VIII	20 VIII	23 VIII
Биомасса листьев										
Dryas punctata	2.0	2.2	2.9	3.8	3.6	4.5	3.5	2.8	3.6	2.3
Carex bigelowii ssp. *arctisibirica*	4.2	4.3	7.4	7.6	8.8	7.6	7.8	6.5	5.8	3.6
Индекс листовой поверхности										
Dryas punctata	0.015	0.016	0.021	0.028	0.025	0.034	0.031	0.022	0.028	0.020
Carex bigelowii ssp. *arctisibirica*	0.050	0.051	0.087	0.103	0.089	0.092	0.092	0.076	0.068	0.042

По сравнению с 1976 г. температурные условия 1975 г. были наиболее благоприятными для развития растений: средняя месячная температура июня составила 2.5° (средняя многолетняя[1] $t^0_{ср}=1.1°$), июля — 11.3° ($t^0_{ср}=8.6°$), августа — 7.8° ($t^0_{ср}=7.0°$), сентября — 2.9° ($t^0_{ср}=0.1°$). В 1976 г. среднемесячные температуры были в июне 2.2, июле — 7.5, августе — 6.8°.

В 1975 г. почвы в бугорковой тундре начали оттаивать 10 июня. Период наиболее интенсивного таяния пришелся на 5—15 июля, максимальная глубина оттаивания под бугорками составила 67, под ложбинками — 61 см. Данные по динамике оттаивания почв в 1975 г. под разными элементами нанорельефа бугорковой тундры представлены на рис. 2.

Полученные данные (табл. 1, 2) указывают на значительные изменения в интенсивности накопления листовой массы растений как в течение одного вегетационного периода, так и в разные годы (рис. 3). Все сезонные изменения индекса листовой поверхности согласуются с ходом накопления листовой массы, наиболее интенсивный прирост которой отмечен в июле, через 35—50 дней с момента схода снега. Результаты измерений линейного прироста листьев вегетативных побегов *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica* представлены на рис. 4.

Характер сезонных изменений листовой массы *Dryas punctata* в оба года исследований оказался довольно сходным, сезонная же динамика этого показателя для *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica* различалась более существенно: к началу второй декады июля запасы листовой массы осоки были в 2 раза больше в 1976 г. (4.2 г/м²), чем в 1975 г. (2.0 г/м²); величина индекса листовой поверхности оказалась больше в 1.5 раза (в 1975 г. — 0.03, в 1976 г. — 0.05 м²/м²).

[1] Средняя многолетняя температура отдельных месяцев приводится по данным метеостанции Усть-Тарея за период с 1964 по 1974 г.

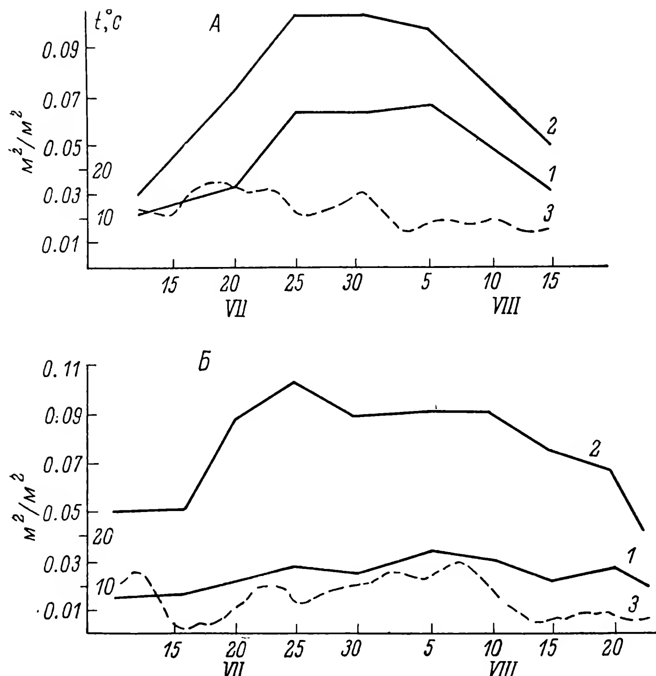


Рис. 3. Сезонные изменения индекса листовой поверхности (м²/м²) в 1975 (*А*) и в 1976 (*Б*) гг.

1 — *Dryas punctata*, 2 — *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica*, 3 — ход среднесуточной температуры воздуха.

Максимальные показатели листовой массы исследуемых растений были отмечены в одни и те же или близкие сроки (табл. 1, 2). Наибольшая масса листьев дриады была отмечена 5 августа, максимум листовой массы осоки — на 5—10 дней раньше. Наибольшие значения индекса листовой поверхности приходятся на те же сроки, что и максимумы листовой массы растений. При этом макси-

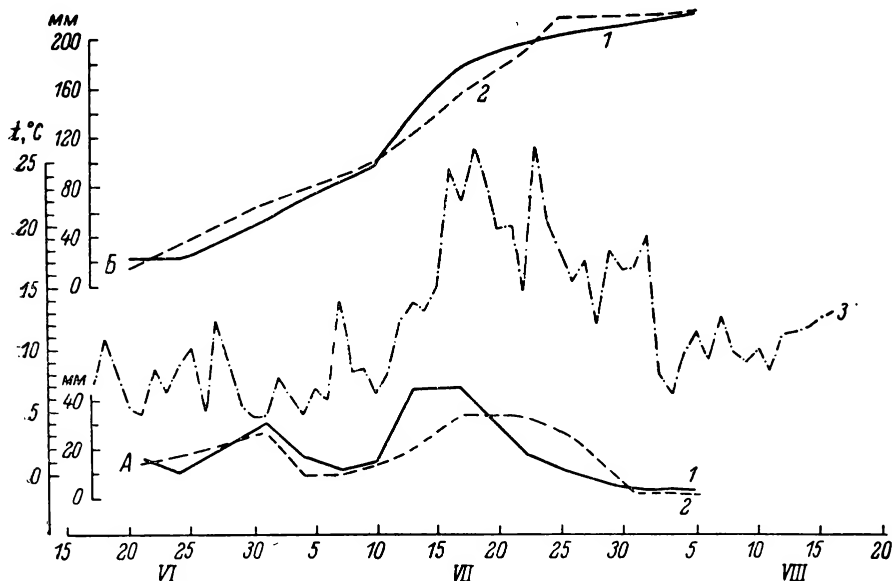


Рис. 4. Сезонная динамика линейного прироста (*А*) и ход роста листьев вегетативных побегов (*Б*) *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica*.

1 — на бугорке, 2 — в ложбинке, 3 — ход среднесуточных температур в приповерхностном слое воздуха.

мальное значение индекса для дриады в 1975 г. было почти в 2 раза больше, чем в 1976 г., для осоки же эти показатели в оба года оказались близкими.

Определенные различия выявились и в ходе отмирания зеленых листьев. В 1975 г. по сравнению с 1976 г. отмирание листьев осоки шло более быстрыми темпами: к середине августа 1975 г. листовая масса уменьшилась на 51.5% от максимального ее запаса, тогда как в это же время 1976 г. — лишь на 21.7%, а индекс листовой поверхности осоки уменьшился на 51.9% в 1975 г. и на 26.2% в 1976 г.

Большие погодичные различия были отмечены в величинах удельной листовой поверхности. В 1975 г. удельная листовая поверхность для *Dryas punctata* составила 118 см^2/г листа в абсолютно сухом состоянии, в 1976 г. — 72.5 см^2/г, для *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica* — 153 см^2/г в 1975 г. и 117.6 см^2/г в 1976 г.

Проведенные исследования показали, что основные доминанты бугорковой тундры по скорости накопления листовой массы по-разному реагируют на одни и те же погодные условия. Так, если максимальный запас листовой массы дриады в более теплый 1975 г. оказался бóльшим, чем в 1976 г., то для осоки наблюдалась обратная картина. Максимальные же запасы суммарной листовой массы этих двух видов в оба года были примерно одинаковыми: к 1 VIII 1975 она составила 12.2, а 1976 г. — 12.4 г/м^2. Сравнение индекса листовой поверхности дриады по его наибольшему значению показало, что максимальной величины он достиг в 1975 г., для осоки эти показатели 1975 и 1976 гг. были почти одинаковыми. Что касается суммарного индекса листовой поверхности, то наибольшее его значение было отмечено в 1975 г. — 0.168 м^2/м^2.

ЛИТЕРАТУРА

Л а р х е р В. (1978). Экология растений. М., Мир. — М а т в е е в а Н. В. (1968). Особенности структуры растительности основных типов тундр в среднем течении реки Пясины (Западный Таймыр). Бот. ж., 53, 11. — М а т в е е в а Н. В., П о л о з о в а Т. Г., Б л а г о д а т с к и х Л. С., Д о р о г о с т а й с к а я Е. В. (1973). Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность, 2. Л., Наука. — О д у м Ю. (1975). Основы экологии. М., Мир. — П р о г р а м м а по изучению продуктивности наземных сообществ. (1965). Л., Наука. — B e r g A., S k r e O., W i e l g o l a s k i F. E., K j e l v i k S. (1973). Leaf areas and angles, chlorophyll and reserve carbon in alpine and subalpine plant communities, Hardangervidda, Norway. In: Proc. Conf. on Primary Production Processes, Tundra Biome. L. C. Bliss and F. E. Wielgolaski (ed.). Dublin, Ireland. — C a l d w e l l M. M., T i e s z e n L. L., F a r e e d M. (1974). The canopy structure of tundra plant communities at Barrow, Alaska, and Niwot ridge, Colorado. Arct. and Alp. Res., 6. 2. — D e n n i s J. G., T i e s z e n L. L. (1972). Seasonal course of dry matter and chlorophyll by species at Barrow, Alaska. In: Proc. 1972 Tundra Biome Symposium at Lake Wilderness Center, University of Washington. S. Bowen (ed.). USA CRREL, Hanover, New Hampshire. — M i l l e r P. C., T i e s z e n L. L. (1972). A preliminary model of processes affecting primary production in the arctic tundra. Arct. and Alp. Res., 4, 1. — M u c M. (1973). Primary production of plant communities of the Truelove Lowland, Devon Island, Canada — Sedge Meadows. In: Proc. Conf. on Primary Production Processes, Tundra Biome. L. C. Bliss and F. E. Wielgolaski (ed.). Dublin, Ireland. — S v o b o d a J. (1972). Vascular plants productivity studies of raised beach ridges (semi-polar desert) in the Truelove Lowland. In: Devon Island IBP Project, High Arctic Ecosystem, Project Report 1970 and 1971. L. C. Bliss (ed.). Dept. of Bot., University of Alberta, Edmonton. — S v o b o d a J. (1973). Primary production of plant communities of the Truelove Lowland, Devon Island, Canada — Beach Ridges. In: Proc. Conf. on Primary Production Processes, Tundra Biome. L. C. Bliss and F. E. Wielgolaski (ed.). Dublin, Ireland. — T i e s z e n L. L. (1972). Photosynthesis in relation to primary production. In: Proc. IV Intern. Meeting on the Biological Productivity of Tundra. Leningrad, USSR, 1971. F. E. Wielgolaski and Th. Rosswall (ed.). Stockholm. — T i e s z e n L. L. (1974). Leaf area index in the U. S. Tundra Biome. U. S. Tundra Biome Data Report, 74—5. Ecosystem Analysis Studies. U. S. International Biological Program. U. S. Arctic Research Program.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 V 1980.

УДК 581.9 : 581.526.53

Н. А. Цибанова

ВОССТАНОВЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЗАЛЕЖИ В СЕВЕРНОЙ СТЕПИ

N. A. CIBANOVA. RESTORATION OF THE VEGETATION ON OLD-FIELD IN THE NORTHERN STEPPE

Исследование проводили на залежном участке Центрально-Черноземного государственного заповедника. Установлены закономерности восстановления естественного растительного покрова на косимом участке залежи за 40-летний период. Выделены разные стадии его формирования примерно через 5-летний период. Выявлены особенности смен растительности на залежи в зависимости от хозяйственного режима.

Северные степи, сохранившиеся в настоящее время лишь на заповедных участках, являются ценными эталонами природы и требуют к себе пристального внимания. Закономерности развития растительности при восстановлении залежей в северных степях центрального региона до сих пор не были описаны в литературе.

Исследование динамики восстановления степной растительности, проведенное нами в Центрально-Черноземном государственном заповеднике на залежном участке с сенокосным режимом использования, выявило следующие закономерности, кратко изложенные в данной статье.

Изученный участок представляет собой водораздельное плато с разной степенью уклона к северу, югу и востоку, площадь его около 65 га. Залежный участок был присоединен к заповеднику в 1946 г. К этому времени он представлял собой 5-летнюю залежь. Из наблюдений, проведенных ботаником заповедника С. С. Левицким в 1946, 1951 и 1957 гг., известно, что в растительности 5-летней залежи преобладали пырейно-бурьянистые и чисто пырейные заросли. Флористический состав был беден, степные виды встречались редко, доминировали сорные растения, располагающиеся скоплениями. Местами попадались пятна с *Poa angustifolia*, в понижениях — *P. angustifolia* с *Calamagrostis epigeios* или только *C. epigeios*. На 10-летней залежи господствовал *Elytrigia repens*, хотя в некоторых более низких местах площадь его произрастания сократилась в результате вытеснения мятликом узколистным. По сравнению с 5-летней залежью возросла видовая насыщенность, стало несколько меньше сорняков, больше степных видов. Стадия смены пырея ползучего мятликом узколистным на плато была выражена слабо. Через 16 лет растительность залежи еще резко отличалась от целинной степи. Сохранились неоднородность растительного покрова, обилие многолетних сорняков. Появились дерновинные злаки (*Festuca valesiaca*, *Helictotrichon schellianum*, *H. pubescens*, *Phleum phleoides*, *Koeleria cristata* и др.), в том числе несколько дернин ковыля. Большую площадь по-прежнему занимали *Calamagrostis epigeios* и *Poa angustifolia*. Пырей ползучий еще в большей степени был вытеснен вейником наземным и мятликом узколистным. *Bromopsis riparia* встречался редко, образуя небольшие скопления.

Изучаемый участок к моменту нашего исследования в 1963 г. представлял собой 23-летнюю залежь. Картирование исследуемого участка в масштабе 1 : 400 выявило большую мозаичность растительного покрова. Пырея ползучего по сравнению с 16-летней залежью стало еще меньше. Чистые заросли его располагались пятнами весьма небольшого размера. В понижении увеличилось обилие мятлика узколистного. На плато и северных склонах большие площади занимал вейник наземный. Степное разнотравье распределялось диффузно. Многолетние сорняки присутствовали в виде скоплений различного размера и состава. Злаки — *Festuca valesiaca*, *Helictotrichon schellianum*, *Phleum phleoides*, *Koeleria cristata*, *Bromopsis riparia* и др. — были расположены небольшими группировками, довольно редко. Наблюдались фрагменты степных ассоциаций.

Через 27 лет, по наблюдениям 1967 г., малая видовая насыщенность по сравнению с целинной степью и мозаичность растительного покрова все еще сви-

детельствовали о залежном характере растительности. Исчезли пятна пырея ползучего. Многолетних сорняков было довольно много, но распределены они были уже диффузно или в виде небольших скоплений на общем фоне степной растительности. Можно было наблюдать различные ступени фомирования ассоциаций с господством плотнодерновинных злаков. Корневищные виды сменялись дерновинными, на плато доминировали типчак и ковыль. *Bromopsis riparia* встречался всюду, не образуя значительных скоплений. На этой стадии формирования степной растительности *Calamagrostis epigeios* на плакоре был распределен сравнительно небольшими зарослями в западинках в виде большого числа мелких невысоких вегетативных побегов с редкими генеративными побегами лишь по краям западинок. Эти популяции вейника можно рассматривать уже как сенильные. Постепенно происходит их деградация: в зарослях появляется степное и сорное разнотравье, а в центре скоплений возникают пустоты, которые заселяются типчаком, ковылем и другими дерновинными злаками, которые, разрастаясь постепенно, вытесняют вейник. Можно наблюдать все переходы между вейниковой, вейниково-ковыльной и ковыльной ассоциациями. Процесс смены вейника дерновинными злаками на этой стадии на плато выражен весьма сильно. Но группировки вейника еще многочисленны. Для более высоких мест характерна смена вейника непосредственно типчаком и ковылем. На плакоре, в пониженных местах, по пологим склонам в заросли вейника при его изреживании вначале проникает разнотравье, а также *Poa angustifolia*, *Bromopsis riparia*.

Через 30 лет существования залежи, в 1970 г., численность сорняков значительно сократилась, стали преобладать степные виды растений. Появились микрогруппировки степного разнотравья и различные степные ассоциации, но занимающие еще сравнительно небольшие площади. Мозаичность растительного покрова еще сохранилась. Статистическая обработка материала, позволившая выявить коррелятивные отношения между видами, показала, что распределение видов растений на этой стадии в значительной степени обусловлено их взаимоотношениями, осуществляющимися на фоне определенных экологических условий. В довольно большом количестве присутствовал вейник, но площадь, занимаемая его группировками, сократилась. На 30-летней залежи мятлик в растительных ассоциациях на плато не играл значительной роли, но по бровке склона к логу его господство сохранялось, начиная с 10-летней залежи. *Bromopsis riparia* занимал значительные площади по пониженным местам и диффузно был распределен повсюду среди других видов растений. Если на 23-летней залежи типчак и ковыль появляются в виде единичных растений в группировках *Bromopsis riparia*, то относительно 27-летней залежи можно говорить уже о формировании смешанных ассоциаций этих видов растений, в которых то кострец, то ковыль играют доминирующую роль. На 30-летней залежи на плато господство переходит к ковылю, иногда попадаются группировки с доминированием ковыля и типчака, по краям которых в виде небольшого числа разреженных побегов присутствует кострец, т. е. наблюдается та же картина, что и в случае вытеснения ковылем вейника. По пониженным местам кострец в этот период распределен еще в значительном количестве. К пологим с незначительным уклоном водораздельным склонам приурочены ассоциации с различными сочетаниями костреца, вейника и ковыля, где кострец часто играет доминирующую роль. 30-летняя залежь в северной степи — это стадия смены корневищных видов дерновинными.

Через 5 лет на 35-летней залежи (1975 г.) доминирующим видом становится ковыль. Но этот вид завоевывает господство пока лишь на плато залежного участка. Вейник сохраняется по склонам к логам, на плато — по западинкам, изредка — по повышенным местам, где он представлен небольшим числом разреженных цветущих побегов, причем иногда на тех же местах, где он рос еще на 27-летней залежи. На этой стадии типчак и ковыль значительно вытесняют *Bromopsis riparia*. По пологим склонам водораздела кострец присутствует в разреженном виде в ассоциациях, в которых значительную роль играет типчак и несколько меньшую — ковыль. Этот период в восстановлении растительности на залежи в северной степи можно считать уже стадией вторичной целины.

Еще через 4 года (1979 г.) 39-летняя залежь становится ковыльной. Ковыль полностью завоевывает господство на плато, а на пологих водораздельных склонах распространены ковыльно-типчаково-разнотравные ассоциации. Вейник сохраняется в значительном количестве лишь на северном склоне к логу. В этот период залежи по внешнему виду уже трудно отличить от целинных степей, но полностью растительный покров, свойственный последним, не восстанавливается. По флористическому составу, меньшей видовой насыщенности, распределению видов эта вторичная целина отлична от целинных степей центрального региона.

Но и эта стадия формирования степной растительности не была конечной на исследуемой залежи. Как известно, смена растительности на залежи бывает различной в зависимости от хозяйственного режима территории. Соотношение видов растений на сенокосной залежи Центрально-Черноземного заповедника в настоящее время в значительной степени обусловлено существующим режимом заповедности, при котором залежь остается некосимой один раз в четыре года. Это способствует накоплению ветоши, удерживающей влагу, что сказывается на характере растительности: увеличивается роль видов, реагирующих на добавочное увлажнение, как это видно по косимым участкам целинной степи, где существует тот же режим заповедности. Следствием этого являются резкое увеличение вейника наземного на залежи (по пониженным местам) и ряда влаголюбивых видов и уменьшение видов степного разнотравья.

При введении режимов как 4-годичного сенокосооборота, так и абсолютной заповедности все же создаются условия, отличные от тех, в которых существовали девственные степи, где велика была роль пожаров и выпаса животных. Этот режим в северных (луговых) степях Центрально-Черноземного заповедника в силу накопления ветоши ведет к выпадению степных видов из травостоя, поскольку популяции многих лугово-степных видов при режиме 4-годичного сенокосооборота представлены преимущественно старыми особями, а возобновление их фактически отсутствует. Поэтому данный режим в северных степях ведет к их олуговению и в конечном итоге — к облесению, что можно видеть на абсолютно заповедных залежах заповедника. Для сохранения флоры, свойственной северным (луговым) степям, и растительности, близкой к девственным целинным степям центрального региона лесостепной полосы, на целинах и залежах Центрально-Черноземного государственного заповедника необходим режим ежегодного сенокошения и, может быть, рационального выпаса.

Москва.

Получено 4 III 1980.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

581.9(474.5)

А. А. Лякавичюс

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ ЛИТВЫ

A. A. LYAKAVICHUS. NEW AND RARE SPECIES OF LITHUANIA PLANTS

Приводятся данные о растениях, собранных во время летних экспедиций 1977—1979 гг. в разных частях Литовской ССР.

В результате исследований флоры Литвы ежегодно обнаруживаются новые виды, а также новые местонахождения редких видов растений. Первые сведения такого рода были опубликованы в 1977 г. (Лякавичюс и др., 1977). Настоящее сообщение является продолжением первого.

Hordelymus europaeus (L.) Harz. Субмеридионально-температный монтанный вид, распространенный в Западной Европе и в некоторых областях европейской части СССР. Отдельные местонахождения имеются в Прибалтике (в Латвии) и на Кавказе.

В Литве хордэлимус европейский обнаружен в юго-западной части Литовской ССР у границы с Калининградской обл. и ПНР («Lietuvos TSR flora», 6, 1980). В 1979 г. этот вид найден значительно севернее и восточнее первого пункта, в широколиственном лесу на территории ландшафтного заказника «Аукштадварис» в Тракайском р-не (З. Вянцкус, 5 VII 1979).

Epipogium aphyllum (F. W. Schmidt) Sw. Меридионально-бореальный субконтинентальный вид, распространен во влажных смешанных и хвойных лесах Евразии.

В Литве надбородник безлистный был найден впервые в начале XIX в. (Jundziłł, 1830) и после этого больше не обнаруживался. Мы нашли этот вид в 1978 г. на территории заповедника «Чяпкяляй» в юго-восточной части Литвы. Два цветущих экземпляра росли в сыром зеленомошном ельнике с примесью сосны (А. Лякавичюс, 20 VII 1978).

Chorispora tenella (Pall.) DC. Субмеридионально-температный континентальный вид, распространен в Евразии как сорное и рудеральное растение.

В Литве найден впервые в 1977 г., по-видимому, занесен; у мало используемой полевой дороги, в долине р. Мяркис, в окрестностях пос. Мяркине (Варенаский р-н) в южной части Литвы. Пока это единственное известное местонахождение *Ch. tenella* в южной Прибалтике (А. Тучене, 18 VI 1977).

Abutilon theophrasti Medik. Субтропическо-субмеридиональный континентальный вид, произрастающий в юго-восточной Европе, Малой Азии и в южной части Азии. В одичавшем состоянии встречается в Западной Европе, в Северной Африке, в Австралии и Северной Америке.

В Литве канатник Теофраста был найден в окрестностях г. Вильнюса, а также в центральной части республики (Дотнува, Бирштонас) (Snarskis, 1954), но за последние несколько десятилетий больше не обнаружен. В 1979 г. найден в числе нескольких экземпляров на ж.-д. полотне в пределах ж.-д. ст. Кретинга (западная часть Литвы) (А. Лякавичюс, 23 IX 1979).

Melittis melissophyllum L. Меридионально-южнотемператный океанический вид, произрастающий на территории Европы в светлых широколиственных лесах, расположенных на теплых плодородных почвах.

Кадило мелиссолистное в Литве было найдено однажды в начале прошлого столетия на южных окраинах г. Вильнюса (Snarskis, 1954), но после расширения территории города этот вид больше не отмечался и считался в Литве полностью исчезнувшим («Lietuvos TSR flora», 5, 1976). В 1977 г. был обнаружен в северной части городской территории Вильнюса, где растет в широколиствен-

ном лесу недалеко от границы ландшафтного заказника «Жалейи эжярай» («Зеленые озера») (Й. Гелажявичюс, 14 VI 1977).

Ambrosia artemisiifolia L. Карантинный вид, занесен из Северной Америки. Впервые обнаружен в Литве в прошлом столетии в г. Клайпеда (Abromeit, 1898), а в наше время — в Вильнюсе (Snarskis, 1954), где был отмечен в районе ж.-д. станции несколько лет подряд, но долго не встречался за пределами этого местообитания.

В 1979 г. амброзия полыннолистная найдена в западной части республики, где она росла на ж.-д. полотне в пределах ж.-д. станций Кретинга и Клайпеда (А. Лякавичюс, 23 IX 1979).

Следует отметить, что найденные в конце сентября растения амброзии полыннолистной были только в фазах начала цветения или бутонизации и не могли дать до конца вегетационного периода зрелые семена, поэтому следует полагать, что они попали в указанные новые местонахождения из других, более теплых районов, а не из ранее известных в пределах Литовской ССР местонахождений.

Arctium nemorosum Lej. К описанным нами (Лякавичюс и др., 1977) ранее местонахождениям данного вида прибавилось еще несколько новых местонахождений в западной части Литвы.

Лопух дубравный найден в 1978 и 1979 гг. в нескольких местах в Шилутском р-не на территории ландшафтного заказника «Рамбинас», где он произрастает небольшими группами на южных склонах р. Нямунас, поросших широколиственным лесом (А. Лякавичюс, 12 VI 1978 и 19 VII 1979).

Chrysanthemum segetum L. Субмеридионально-температный океанический вид, изредка встречающийся как сегетальное и рудеральное растение в Западной Европе и в Северной Африке, а также в Малой Азии. Как заносное или одичавшее растение довольно широко распространен в других странах умеренной зоны.

В Литве хризантема посевная была найдена впервые в прошлом столетии в г. Вильнюсе (Šnarskis, 1954), а также указывалась (J. Abromeit, 1898) для г. Клайпеда, но впоследствии на территории республики больше не обнаруживалась. Мы нашли этот вид в 1979 г. на ж.-д. полотне вблизи ж.-д. ст. Кретинга в числе двух цветущих экземпляров (А. Лякавичюс, 23 IX 1979).

Iva xanthiifolia Nutt. (*Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen.). Как и амброзия полыннолистная, занесенное из Северной Америки растение. Распространилось в последнее время во многих странах умеренной и субтропической зон.

Этот вид в Литве ранее был найден в городах Вильнюсе и Каунасе (Snarskis, 1954). Мы обнаружили его в 1979 г. в числе нескольких цветущих экземпляров на территории ж.-д. ст. Кретинга (А. Лякавичюс, 23 IX 1979).

Lactuca serriola L. Кроме ранее нами указанного местонахождения (Лякавичюс и др., 1977), латук компасный найден еще латвийскими ботаниками в северо-восточной части Литовской ССР, в районе Зарасая, где он рос в гравийном карьере вблизи шоссейной дороги Каунас—Даугавпилс в 1 км южнее границы с Латвийской ССР (Л. Табака, 5 VIII 1977).

Lactuca tatarica (L.) C. A. Mey. Кроме уже опубликованного нами местонахождения латука татарского на территории Литовской ССР (Лякавичюс и др., 1977), он был еще найден в 1975 и 1976 гг. в других пунктах: 1) западная часть территории республики, Тельшяйский р-н, ж.-д. ст. Леплауке), 2) г. Вильнюс, территория ж.-д. товарной станции (Д. Тауринскайте, 25 VII 1975 и 23 IX 1976).

ЛИТЕРАТУРА

Лякавичюс А. А., Буткус В. Ф., Ясконис Ю. А. (1977). Новые и редкие виды растений Литвы. Бот. ж., 62, 6. — Флора европейской части СССР. (1976, 1979). 2, 4. Л., Наука. — Флора СССР. (1954, 1959). 20, 25. М.; Л., Изд. АН СССР. — Abromeit J. (1898). Flora von Ost- und Westpreussen. Berlin. — Jundziłł J. (1830). Opisanie roślin w Litwe, na Wołyniu, Podolu i Ukraine dziko rosnących, iako i oswoionych. Wilno. — Lietuvos TSR flora. (1963, 1976, 1980). 2, 5, 6. Vilnius. — Rothmaler W. (1976). Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD. Kritischer Band. Berlin. — Snarskis P. (1954). Vadovas Lietuvas TSR augalams pažinti. Vilnius.

Институт ботаники АН Литовской ССР
Вильнюс.

Получено 22 V 1980

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018) : 581.45

Е. А. Сергеева

СПОСОБ ПОЛУЧЕНИЯ КОНТУРА ЛИСТА РАСТЕНИЙ

E. A. SERGEEVA. A METHOD OF PRODUCING A CONTOUR OF THE LEAF OF PLANTS

Предложен простой и быстрый способ, позволяющий многократно получить на хлоркобальтовой бумаге контур одного и того же листа растения в течение онтогенеза, не повреждая лист и не отделяя его от растения. Для этого необходимо на лист растения наложить влагочувствительную хлоркобальтовую бумагу и прижать к ней на несколько секунд лист с помощью увлажненного водой поролона.

В различных ботанических исследованиях часто возникает необходимость фиксировать контур листа растения в течение его онтогенеза. Однако существующие способы получения контура не позволяют избежать повреждений листа. Так, в известном способе с применением светочувствительной бумаги требуется плотно прижать лист растения к бумаге прозрачной пластиной. Так как лист растения имеет неодинаковую толщину, то невозможно, не повреждая его, обеспечить хороший контакт. Недостаточный контакт листа растения со светочувствительной бумагой приводит к ошибке при определении контура листа. Кроме того, при этом способе лист надо ориентировать на свет, что довольно трудно сделать, не отделяя его от растения.

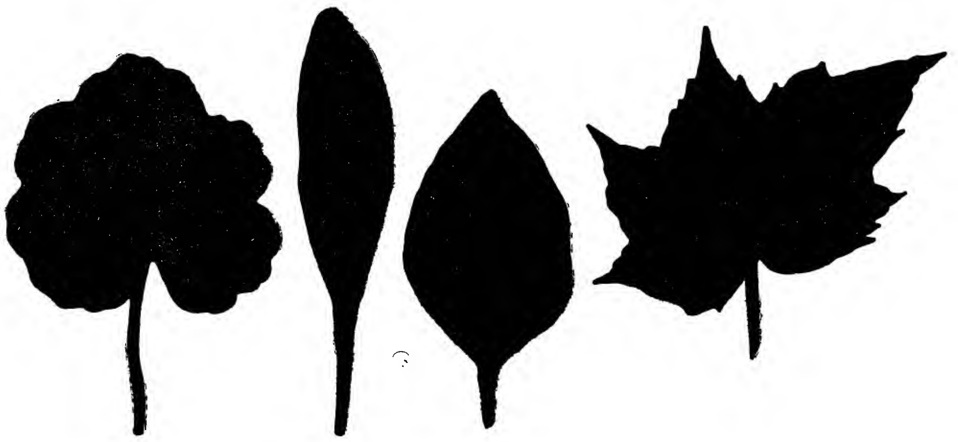
Использование для получения контура листа другого способа с применением красителя — водного раствора метиленовой сини с ацетоном — может нанести вред жизнедеятельности листа (Жученко и др., 1973).

Мы разработали способ многократного получения контура листа в процессе его роста и развития, заключающийся в том, что на лист растения накладывают с одной стороны влагочувствительную хлоркобальтовую бумагу большей площадью, чем лист растения, с другой — пластину слегка увлажненного водой упругого губчатого материала — поролона (Сергеева, 1975). Затем на несколько секунд прижимают лист растения к хлоркобальтовой бумаге увлажненным поролоном.

Хлоркобальтовая бумага готовится путем пропитывания фильтровальной бумаги 5% водным раствором хлористого кобальта ($CoCl_2 \cdot 6H_2O$) с последующим высушиванием сначала на воздухе, а затем над прокаленным хлористым кальцием в эксикаторе, где ее можно хранить длительное время. Подготовленная таким образом хлоркобальтовая бумага обладает большой влагочувствительностью.

Сухая хлоркобальтовая бумага имеет синий цвет. При впитывании влаги синий цвет бумаги меняется на голубой, затем при насыщении — на розовый. Упругий губчатый поролон обеспечивает плотное прижатие листовой поверхности к хлоркобальтовой бумаге и равномерное увлажнение. Степень смачивания поролона подбирается экспериментально. Поверхность хлоркобальтовой бумаги, накрытая листом растения, не увлажняется за время экспозиции и остается сухой (т. е. синего цвета), а впитавшая влагу поверхность хлоркобальтовой бумаги вокруг листа растения при соприкосновении с увлажненным поролоном приобретает розовый цвет. Таким образом, отпечаток листа получается синего цвета на розовом фоне насыщенной влагой хлоркобальтовой бумаги.

Использование поролона, увлажненного водой, и влагочувствительной хлоркобальтовой бумаги не вызывает повреждений листа растений и позволяет многократно получать отпечатки контура с одного и того же листа в процессе роста.



Таким образом, предложенный способ дает возможность, не отрывая листа от растения, получить в течение 3—5 с его четкий контур, который затем можно обвести карандашом или сфотографировать для прослеживания изменений его формы в онтогенезе, а также вычисления его площади (см. рисунок). Очертания контура листа через некоторое время становятся размытыми, так как хлоркобальтовая бумага впитывает пары окружающего воздуха и отпечаток принимает розовый цвет насыщенной влагой хлоркобальтовой бумаги. Время сохранения четкого контура листа растения зависит от относительной влажности воздуха и составляет при влажности 30÷35% — 5 мин, при 50÷70% — 2 мин.

ЛИТЕРАТУРА

Жученко А. А., Андрющенко В. К., Медведев В. В. (1973). Определение площади листьев растений. Физиол. и биохим. культ. раст., 5, 2. — Сергеева Е. А. (1975). Способ получения отпечатков листьев растений. Авт. свид. № 496 988 от 8 09 1975.

Агрофизический научно-исследовательский институт, Ленинград.

Получено 19 V 1980.

УДК (018) : 581.9

С. Ф. Котов

МЕТОД КОЛИЧЕСТВЕННОЙ ОЦЕНКИ ЭДИФИКАТОРНОЙ РОЛИ ВИДА

S. F. KOTOV. A METHOD OF THE QUANTITATIVE EVALUATION OF THE EDIFICATIVE ROLE OF THE SPECIES

Предлагается метод количественной оценки влияния популяции вида-эдификатора на строение растительного сообщества. На основе этого метода получена оценка силы эдификаторного воздействия *Betula pubescens* на виды подчиненных ярусов.

Строение растительных сообществ определяется абиотическими и биотическими факторами. Среди последних немаловажная роль принадлежит взаимодействию между самими растениями. Растения в процессе своей жизнедеятельности могут существенным образом изменять условия среды обитания. Наиболее сильное средообразующее влияние оказывают виды-эдификаторы. Разные эдификаторы в различных условиях местообитания в неодинаковой степени обусловливают строение растительных сообществ, поэтому значительный интерес представляет количественная оценка эдификаторной роли видов.

Важность подобного рода исследований подчеркивается тем обстоятельством, что наличием взаимодействий определяется само понятие фитоценоза (Сукачев, 1935). Использование эколого-биологических свойств эдификаторов в класси-

фикации растительных сообществ также указывает на значимость данной проблемы.

Начало количественному подходу в исследовании взаимодействий между видами было положено работами А. А. Уранова (1935, 1955, 1968) по изучению межвидовых сопряженностей в фитоценозах. В. И. Василевич (1963, 1969, 1970) использовал метод парциальных сопряженностей для исследования взаимодействий между растениями в лесных и луговых сообществах. В последнее время появился ряд работ (Лащинский, Гинзбург, 1972; Лащинский, 1975; Уранов, Михайлова, 1974; Михайлова, 1975; Демьянов, 1977, 1978, 1980; Галанин и др., 1979; Самойлов, 1980), в которых рассматривается изменение проективного покрытия и встречаемости растений в границах фитогенного поля — пространства, в котором одно растение в процессе своей жизнедеятельности изменяет условия среды обитания, оказывая тем самым влияние на растения, находящиеся в пределах этого фитогенного поля (Уранов, 1965). Однако во всех этих работах либо вовсе не дана количественная оценка воздействия одного вида на другой, либо оценивается взаимовлияние между отдельными видами растений в ценозе. Целью нашей работы является количественная характеристика влияния популяции вида-эдификатора на строение всего растительного сообщества.

Материал для этой работы был собран во второй половине июля 1980 г. на сильно заболоченном участке березового леса, расположенном в окрестностях пос. Ириновка (Ленинградская обл.), недалеко от юго-западного побережья Ладожского озера. Древостой (сомкнутость крон 0.3—0.4) в основном состоит из березы пушистой 30—40-летнего возраста с единичной примесью сосны обыкновенной. Подлесок и подрост полностью отсутствуют. Травяной ярус хорошо развит (проективное покрытие 60%), в его составе господствующее положение занимают *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth (проективное покрытие 15%), *Agrostis canina* L., *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv., *Carex lasiocarpa* Ehrh. (покрытие каждого из этих видов около 5%). Покрытие мохового яруса около 20%, в нем наиболее обильны *Sphagnum girgensohnii* Russ., *S. fimbriatum* Wils., *S. squarrosum* Crome.

В данном растительном сообществе береза пушистая оказывает влияние на весь его растительный покров. Одна из форм проявления этого влияния будет выражаться в изменении проективного покрытия отдельных видов растений на учетных площадках в зависимости от силы, с которой будут воздействовать на данный участок растительного покрова окружающие деревья. Сила этого влияния, очевидно, неодинакова в разных точках исследованного участка. Мы предположили, что она обратно пропорциональна расстоянию от центра данной конкретной площадки до воздействующего дерева и прямо пропорциональна радиусу ствола этого дерева. В. С. Ипатов (1976) в работе по выявлению интерференции при индивидуальных взаимодействиях между деревьями применил подобную оценку для выражения силы влияния деревьев-соседей на рост по радиусу.

В исследованном ценозе по ходу параллельных трансект было заложено 250 площадок размером 0.5×0.5 м. Площадки располагались случайно. На них отмечали проективное покрытие каждого вида растений. Мы принимали во внимание воздействие только ближайших к данной площадке деревьев. При их выборе был применен метод квадрантов (Cottam, Curtis, 1956). Квадранты (углы в 90°) определяли воображаемыми линиями, проходящими через противоположные углы учетной площадки. В каждом квадранте измеряли расстояние только до одного ближайшего дерева и диаметр его ствола на уровне груди.

Относительно силы влияния деревьев на виды травяно-мохового покрова можно предположить, что она зависит либо от суммарного воздействия четырех ближайших деревьев, либо является результатом воздействия только одного, самого близкого к центру данной площадки дерева. Для каждого из этих случаев возможны следующие варианты: а) сила воздействия прямо пропорциональна квадрату радиуса ствола дерева и обратно пропорциональна квадрату расстояния до дерева (r^2/l^2); б) сила воздействия прямо пропорциональна квадрату радиуса ствола дерева и обратно пропорциональна расстоянию до него (r^2/l); в) сила воздействия прямо пропорциональна радиусу ствола дерева и обратно пропорциональна расстоянию (r/l); г) сила воздействия является функцией только расстояния от дерева до центра площадки ($1/l$).

ТАБЛИЦА 1

Теснота связи (η^2) проективного покрытия видов травяно-мохового покрова участка березового леса с эдификаторным воздействием *Betula pubescens* Ehrh. при различных способах выражения силы влияния эдификатора (F)

Вид	Способ выражения силы воздействия							
	$F=\Sigma r^2/l^2$		$F=r^2/l^2$		$F=\Sigma r^2/l$		$F=r^2/l$	
	η^2	m	η^2	m	η^2	m	η^2	m
Carex lasiocarpa	0.04	0.06	0.04	0.06	0.04	0.06	0.04	0.06
Calamagrostis canescens	0.05	0.06	0.11 *	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06
Agrostis canina	0.09	0.06	0.21 *	0.05	0.1 *	0.06	0.05	0.06
Calliergon giganteum	0.04	0.06	0.08	0.06	0.08	0.06	0.05	0.06
Deschampsia caespitosa	0.03	0.06	0.04	0.06	0.03	0.06	0.02	0.06
Sphagnum squarrosum	0.05	0.06	0.04	0.06	0.05	0.06	0.02	0.06
Суммарный квадрат корреляционного отношения	0.3		0.52		0.36		0.24	

ТАБЛ. 1 (*продолжение*)

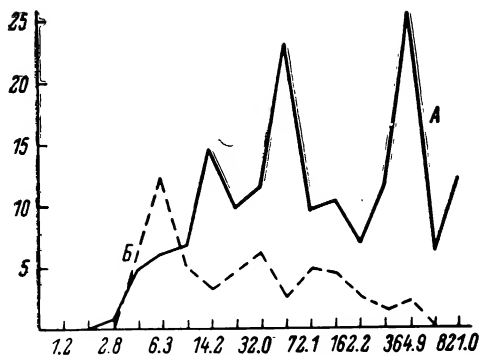
Вид	$F=\Sigma r/l$		$F=r/l$		$F=\Sigma 1/l$		$F=1/l$	
	η^2	m	η^2	m	η^2	m	η^2	m
Carex lasiocarpa	0.07	0.06	0.04	0.06	0.03	0.06	0.05	0.06
Calamagrostis canescens	0.04	0.06	0.05	0.06	0.08	0.06	0.06	0.06
Agrostis canina	0.08	0.06	0.08	0.06	0.08	0.06	0.09 *	0.06
Calliergon giganteum	0.08	0.06	0.07	0.06	0.07	0.06	0.06	0.06
Deschampsia caespitosa	0.03	0.06	0.04	0.06	0.03	0.06	0.04	0.06
Sphagnum squarrosum	0.02	0.06	0.06	0.06	0.05	0.06	0.03	0.06
Суммарный квадрат корреляционного отношения	0.32		0.34		0.34		0.33	

* Значения η^2, достоверные на 95%-м доверительном уровне. Достоверность значений η^2 здесь, как и в табл. 2, определялась критерием Фишера.

Для того чтобы определить, какой из способов выражения силы воздействия является наиболее эффективным, проводили дисперсионный анализ связи проективного покрытия нескольких видов растений исследованного ценоза с эдификаторным воздействием березы пушистой при различных способах выражения силы влияния эдификатора. Получающийся в результате квадрат корреляционного отношения показывает, насколько тесно связаны обилия видов в сообществе с силой воздействия эдификатора. В табл. 1 приведены значения квадратов корреляционного отношения для шести наиболее обильных и часто встречающихся видов, определена также ошибка корреляционного отношения (m). Для каждого способа выражения силы эдификаторного воздействия указан суммарный квадрат корреляционного отношения. За наиболее адекватно отражающий силу влияния эдификатора принимался тот способ ее выражения, при котором сумма квадратов корреляционного отношения оказывалась наибольшей.

Из табл. 1 видно, что суммарный квадрат корреляционного отношения выше в случае, когда сила влияния принимается обратно пропорциональной квадрату расстояния до одного самого близкого к центру площадки дерева и прямо пропорциональной квадрату радиуса его ствола. Отношение r^2/l^2 и было использовано нами в дальнейшем для выражения силы воздействия березы пушистой на виды подчиненных ярусов.

При исследовании влияния эдификатора на растительный покров представляется интересным сравнить изменение обилия различных видов в зависимости от изменения силы воздействия эдификатора. С этой целью данные с учетных



Изменение проективного покрытия *Calamagrostis canescens* (*А*) и *Carex lasiocarpa* (*Б*) в зависимости от силы эдификаторного воздействия.

По оси абсцисс — логарифмы значений силы эдификаторного воздействия *B. pubescens* по основанию 1.5 *по оси ординат* — проективное покрытие, %.

площадок были сгруппированы в классы с различными значениями силы влияния. Для каждой группы высчитывали среднюю величину проективного покрытия вида. Таким образом, при графическом отображении был получен ряд кривых, отражающих изменение проективного покрытия видов травяно-мохового покрова с изменением силы эдификаторного воздействия.

Полученные результаты позволяют утверждать, что на разные виды растений береза пушистая влияет по-разному. Так, например, с увеличением силы влияния березы пушистой на травяно-моховой покров доля участия в травостое *Calamagrostis canescens*, увеличивается (см. рисунок, *А*), а проективное покрытие *Carex lasiocarpa* — снижается (см. рисунок, *Б*).

Как представленные здесь зависимости, так и другие, которые исследованы нами, носят криволинейный характер. Основным методом выявления связей при криволинейной зависимости является дисперсионный анализ. Этот метод позволяет разложить общее варьирование, присущее данному объекту, на составляющие компоненты и, определив долю варьирования, приходящуюся на изучаемый фактор, оценить силу его воздействия.

Дисперсионный анализ В. И. Василевич и соавторы (Боч и др., 1970) применили для количественной оценки связи растительности с почвами, а В. С. Ипатов и Л. А. Кирикова (1977) — для оценки связи элементов мозаики в растительном покрове с факторами почвенного питания. Главным достоинством методики, предложенной Ипатовым и Кириковой (1977), является то, что она позволяет перейти от анализа связи отдельных видов с изучаемыми факторами среды к связи их сочетаний и к связи растительного покрова данного ценоза в целом. Кроме того, можно определить вклад каждого вида в общую связь растительного покрова исследуемого сообщества с факторами среды.

Способ расчета, предложенный Ипатовым и Кириковой (1977), мы использовали для оценки силы эдификаторного воздействия березы пушистой на травяно-моховой покров. В табл. 2 приведены результаты дисперсионного анализа, показывающего варьирование растительности исследованного ценоза в зависимости от силы эдификаторного воздействия березы пушистой. Исследованный участок отличается относительным богатством видового состава (всего обнаружено 87 видов), поэтому в целях сокращения времени, необходимого для расчетов при дисперсионном анализе, из обработки были исключены редкие виды с низким обилием, которые дают крайне мало информации в подобных исследованиях. Сохранены наиболее обильные и часто встречающиеся виды растений, сумма общего варьирования которых составляет 95% от суммы общего варьирования всех видов травяно-мохового покрова данного ценоза. В табл. 2 приведены результаты дисперсионного анализа связи проективного покрытия 24 видов растений с эдификаторным воздействием березы пушистой. Для каждого из этих видов также указаны его встречаемость, среднее проективное покрытие и вклад данного вида в образование общей связи ($S_{my}/\Sigma S_{my}$). Путем суммирования величин общего варьирования отдельных видов растений определено общее варьирование, присущее растительности исследованного участка леса; соответственно варьирование растительности, вызванное влиянием эдификаторного воздействия березы пушистой, является суммой величин факториального варьирования отдельных видов растений, входящих в состав данного ценоза. Полученный в результате отношения суммарного факториального варьирования видов растений к их суммарному общему варьированию квадрат корреляционного отношения η^2 характеризует силу эдификаторного воздействия березы пушистой.

ТАБЛИЦА 2

Дисперсионный анализ связи травяно-мохового покрова участка березового леса с эдификаторным воздействием *Betula pubescens*

Вид	Встречаемость, %	Среднее проективное покрытие, %	Факториальное варьирование S_{my}	Общее варьирование S_y	η^2	$S_{my}/\Sigma S_{my}$
Sphagnum girgensohnii	7	4	25.9	339.1	0.08	0.1
Calamagrostis canescens	80	15	34.4	305.0	0.11 *	0.13
Sphagnum fimbriatum	12	4	26.4	258.2	0.1 *	0.1
S. squarrosum	26	4	7.5	178.9	0.04	0.03
S. fallax	12	3	23.8	143.9	0.17 *	0.09
S. riparium	4	2	5.0	135.0	0.04	0.02
Scirpus sylvaticus	7	3	60.8	120.9	0.5 *	0.24
Agrostis canina	52	5	24.0	116.0	0.21 *	0.09
Sphagnum angustifolium	9	2	8.7	110.2	0.08	0.03
Deschampsia caespitosa	40	4	3.6	98.8	0.04	0.01
Carex lasiocarpa	53	4	2.5	63.5	0.04	0.01
C. nigra	19	2	6.3	55.7	0.11	0.02
Sphagnum russowii	4	1	3.0	54.9	0.05	0.01
Eriophorum vaginatum	6	1	1.4	49.1	0.03	0.01
Carex acuta	2	1	1.8	47.7	0.04	0.01
Menyanthes trifoliata	14	2	1.5	45.2	0.03	0.01
Calliergon giganteum	43	3	3.3	43.5	0.08	0.01
Juncus effusus	15	1	6.7	38.1	0.18 *	0.03
Naumburgia thyrsiflora	22	2	0.8	34.8	0.02	0.003
Sphagnum magellanicum	2	1	1.2	25.8	0.05	0.01
Galium palustre	79	3	3.1	23.0	0.13 *	0.01
Salix aurita	4	1	2.2	22.0	0.1	0.01
Dicranum scoparium	10	2	2.3	21.7	0.11 *	0.01
Lycopus europaeus	14	1	0.5	16.3	0.03	0.002
Сумма			256.7	2347.3		1.0

$$\eta^2 = \frac{256.7}{2347.3} = 0.11$$

* Значения η^2 достоверные на 95%-ном доверительном уровне.

Анализ табл. 2 подтверждает правомерность исключения из обработки редких видов с низкими величинами покрытия, они отличаются незначительным факториальным варьированием и ничтожным вкладом в образование общей связи $S_{my}/\Sigma S_{my}$.

Полученное значение квадрата корреляционного отношения ($\eta^2=0.11$), несмотря на небольшую абсолютную величину, все же достаточно для того, чтобы утверждать, что береза пушистая воздействует на растительный покров исследованного ценоза. При этом следует принимать во внимание, что полученный результат несколько занижен. В нашем исследовании при оценке силы влияния использованы только радиус и расстояние от центра площадки до дерева, однако вполне возможно, что не учтены еще какие-то составляющие этого показателя.

Изложенная в данной работе методика позволяет получить количественную оценку силы воздействия на подчиненный ярус различных эдификаторов в различных местообитаниях. Впоследствии полученные оценки можно использовать для сравнения эдификаторной роли разных видов.

ЛИТЕРАТУРА

Боч М. С., Василевич В. И., Игнатенко И. В. (1970). Количественная оценка связи растительности и почв в тундровой зоне. Экология, 5. — Василевич В. И. (1963). Использование парциальных сопряженностей для анализа структуры фитоценоза. ДАН СССР, 148, 1. — Василевич В. И. (1969). Исследование структуры лугового сообщества с помощью межвидовых сопряженностей. Пробл. бот., 11. — Василевич В. И. (1970). Парциальные сопряженности между видами в луговом сообществе. ДАН СССР, 190, 5. — Галанин А. В., Неугодова Г. И., Шушкова С. Ф. (1979). Встречаемость видов растений в фитогенном поле *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.

(*Poaceae*). Бот. ж., 64, 8. — Демьянов В. А. (1977). Влияние лиственницы *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. на строение нижних ярусов в редколесьях и рединах на крайнем северном пределе ее распространения (Таймыр, 72° 30′ с. ш.). Бот. ж., 62, 9. — Демьянов В. А. (1978). Метод изучения фитогенного поля древесных пород. Бот. ж., 63, 9. — Демьянов В. А. (1980). Анализ ценотической роли лиственницы Гмелина на крайнем северном пределе распространения древесной растительности (Таймыр). Бот. ж., 65, 7. — Ипатов В. С. (1976). Опыт статистической оценки взаимодействия между деревьями в чистых и смешанных синузиях сосны и ели. Тр. Петергофск. биол. инст., 24. — Ипатов В. С., Кирикова Л. А. (1977). Применение дисперсионного анализа при исследовании связи растительности со средой. Бот. ж., 62, 10. — Лащинский Н. Н. (1975). О влиянии деревьев на структуру травостоя в травяных борах Нижнего Приангарья. Бот. ж., 60, 2. — Лащинский Н. Н., Гинзбург Э. Х. (1972). К методике определения влияния деревьев на структуру травяного покрова в парковых сосновых лесах Нижнего Приангарья. Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 5, 1. — Михайлова Н. Ф. (1975). Размещение особей одного вида относительно особей другого вида-эдификатора (к проблеме фитогенного поля). Автореф. канд. дис. М. — Самойлов Ю. И. (1980). Влияние фитогенного поля *Festuca ovina* L. (*Poaceae*) на восстановление лишайникового покрова после пожара. Бот. ж., 65, 2. — Сукачев В. Н. (1935). Терминология основных понятий фитоценологии. Сов. бот., 5. — Уранов А. А. (1935). О сопряженности компонентов растительных ценозов. Учен. зап. фак. естеств. МГПИ им. В. И. Ленина, 1. — Уранов А. А. (1955). Количественные выражения межвидовых отношений в растительном сообществе. Бюл. МОИП, отд. биол., 60, 3. — Уранов А. А. (1965). Фитогенное поле. В кн.: Проблемы современной ботаники, 1. М.; Л., Наука. — Уранов А. А. (1968). К вопросу о сопряженности растений в ценозе. В кн.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М., Наука. — Уранов А. А., Михайлова Н. Ф. (1974). Из опыта изучения фитогенного поля *Stipa pennata* L. Бюл. МОИП, отд. биол., 79, 5. — Cottam G., Curtis J. T. (1956). The use of distanse measures in phytosociological sampling. Ecology, 37, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 V 1981.

УДК (018) : 581.9

Н. Г. Харин

КАРТЫ СЕЗОННЫХ СИНУЗИАЛЬНЫХ АСПЕКТОВ (НА ПРИМЕРЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЗОНЫ ЛИВИИ)

N. G. KHARIN. THE MAPS OF THE SEASONAL SYNUSIAL ASPECTS (ON THE EXAMPLE OF THE VEGETATION OF THE CENTRAL ZONE OF LIBIA)

Рассматривается методика составления сезонных геоботанических карт в масштабе 1 : 200 000, названных картами сезонных синузиальных аспектов. Они показывают фенологическое состояние доминантов и аспектных видов на определенный отрезок времени. Дается методика составления этих карт и приводятся легенды четырех карт по характерным для каждого сезона года декадам.

Для характеристики сезонного развития растительности в настоящее время составляются фенологические карты различных типов и масштабов (Батманов, 1957; Шульц, 1966; Харин, 1969; Кирильцева, 1975). Наряду с другими геоботаническими картами эти карты имеют не только познавательное значение, но и находят практическое применение. На фенологических картах с помощью изофен показывается изменение сроков сезонного развития растений в пространстве и во времени. Вопрос, однако, может быть поставлен и по-другому: в каком фенологическом состоянии находятся заданные виды растений на заданной территории в заданное время? Ответ на этот вопрос обычная фенологическая карта не дает.

В настоящем сообщении рассматривается методика составления сезонных геоботанических карт, названных нами картами сезонных синузиальных аспектов.

Объектом наших исследований служила растительность пастбищного массива Центральной зоны Ливии. Район исследования протянулся узкой полосой (16—38 км ширины) от г. Аджбадия на востоке до вади Эль Кафф на западе. Протяженность массива с запада на восток составляет 220 км.

ТАБЛИЦА 1

Классификация биоклимата Средиземноморского региона (по: Le Houérou, 1974)

Индекс	Количество осадков, мм	Тип климата
A	400—600	Средиземноморский полуаридный
B	300—400	Средиземноморский верхнеаридный
C	200—300	Средиземноморский среднеаридный
D	100—200	Средиземноморский нижнеаридный
E	50—100	Средиземноморско-сахарский верхний
F	20—50	Средиземноморско-сахарский нижний

ТАБЛИЦА 2

Подтипы биоклимата Средиземноморского региона (по: Le Houérou, 1974)

Индекс	*m*	Характеристика зимы	Биоклиматическая характеристика
a	9	Очень теплая	Возможно выращивание тропических культур (сахарный тростник, бананы и др.)
b	7—9	Теплая	
c	5—7	Умеренная	
d	3—5	Умеренно-прохладная	Возможно выращивание культур умеренного климата (яблоня, груша, фисташка и др.)
e	1—3	Прохладная	
f	—2— (+1)	Холодная	

Климат района отличается следующими особенностями. Для условий Средиземноморского региона наиболее подходит классификация биоклимата, предложенная H. N. Le Houérou (1974). Климат, согласно этой классификации, делится на несколько типов (табл. 1). Каждый из них делится на подтипы, определяемые величиной показателя *m*, который соответствует средней минимальной температуре самого холодного месяца (табл. 2). Территория пастбищного массива находится целиком в зоне с теплой зимой (климатический индекс *D—b*). На этой территории имеется метеостанция Аджабия с многолетними наблюдениями. Данные по осадкам и температуре приводятся в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Климатические показатели по метеостанции Аджабия (1946—1965 гг.)

Месяц	Количество осадков, мм	Среднемесячная температура воздуха, °C
Январь	37.9	12.6
Февраль	18.5	13.5
Март	8.3	15.9
Апрель	2.0	19.5
Май	4.4	23.1
Июнь	0.0	25.9
Июль	0.0	25.9
Август	0.0	26.3
Сентябрь	2.0	25.1
Октябрь	7.0	22.7
Ноябрь	12.0	18.3
Декабрь	42.5	14.2
Сумма за год. .	134.6	Среднее 20.3

По Е. М. Лавренко (1962), изученная нами территория входит в Сахаро-Синдскую ботанико-географическую подобласть Сахаро-Гобийской пустынной области. Если климат рассматриваемого района близок к тропическому, то по флористическому составу эта территория может быть отнесена к субтропическим пустыням. В флористическом составе преобладают представители семейств *Chenopodiaceae*, *Compositae*, *Gramineae*, *Leguminosae*, *Liliaceae*.

Доминантами и субдоминантами растительного покрова являются в основном кустарники и полукустарники. В узкой приморской полосе на песчаных дюнах распространены формации Retama raetam, Atriplex mollis, Stipagrostis pungens, Ammophila littoralis. На холмисто-останцовой равнине, для которой характерны зональные бурые аридные почвы, сообщества сформированы следую-

ТАБЛИЦА

Сезонное развитие доминантов и аспектных видов Центральной зоны Ливии в 1978 г. по данным наблюдений на стационарах

Вид	Месяцы											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Кустарники												
Anabasis articulata (Forsk.) Moq.	+++	+++	+++	+++	+++	+++	○○○	●●●	vvv	vvv	vvv	vvv
Hammada schmittiana (Pomel) Botsch.	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+○○	●●●	vvv	vvv	v++	+++
H. scoparia (Pomel) Iljin	+++	+++	+++	+++	+++	+++	○●●	vvv	vvv	vvv	vv+	+++
Limoniastrum monopetalum (L.) Boiss.	+++	+++	+○○	○○●	●●●	vvv	vvv	+++	+++	+++	+++	+++
Retama raetam (Forsk.) Webb. et Berth.	○○●	●vv	vvv	v++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	○○○	●●●
Salsola tetragona Delile	+++	+++	+++	+++	+++	+○○	●●v	vvv	vvv	v++	+++	+++
S. tetrandra Forsk.	+++	+++	+○○	●●v	vvv	vvv	+++	+++	+++	+++	+++	+++
S. schweinfurthii Solms-Laub.	+++	+++	+++	++○	●●●	●++	+++	+++	+++	+++	+++	+++
Suaeda mollis (Desf.) Delile	++○	○●●	vvv	vv+	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	○○●
S. pruinosa Lange	+++	○○○	●●v	vvv	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	○○●
Thymelaea hirsuta (L.) Endl.	○○●	●vv	vvv	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+○○	●●●	vvv
Полукустарники												
Artemisia inculta Delile	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+○○	○○○	○○○	●●●	vvv
Limonium pruinosum (L.) O. Kuntze	+++	++○	○●●	●vv	vvv	vvv	vvv	+++	+++	+++	+++	+++
Pituranthos tortusus (Desf.) Benth. et Hook. fil.	+++	○○○	○●●	●vv	vvv	vv+	+++	+++	+++	+++	+++	+○○
Salsola delileana Botsch.	+++	+++	+++	+++	+++	○○○	○●●	vvv	vvv	vvv	vvv	v++
Traganum nudatum Delile	+++	+○○	○○●	●vv	vvv	v++	+++	+++	+++	+++	+++	○○●
Zygophyllum album L.	+++	○○○	●●●	vvv	vvv	vvv	vvv	vvv	vvv	+++	+○○	○●●
Травянистые растения												
Adonis microcarpa DC.	++○	○●●	vvv	vvx	xxx	x——	———	———	———	———	——+	+++
Asphodelus microcarpus Viv.	+○●	●●v	vvv	vxx	xxx	x——	———	———	———	+++	+++	+○○
Chrysanthemum coronarium L.	—++	+○○	●●●	vvv	xxx	x——	———	———	———	———	———	+++
Didesmus bipennatus (Desf.) DC.	++○	○●●	●vv	vxx	xxx	x——	———	———	———	———	——+	+++
Enarthrocarpus clavatus Delile	—++	○○●	●●v	vvx	xxx	x——	———	———	———	———	——+	+++
Stipagrostis pungens (Desf.) De Winter	+++	○○○	●●v	vvv	vvv	vv+	+++	+++	+++	+++	+++	+++
Stipa lagascae Desf.	+++	+○○	○●●	vvv	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++
Trigonella stellata Forsk.	+++	○○●	●vv	vvv	xxx	———	———	———	———	———	——+	+++

Примечание. + — вегетация, ○ — бутонизация, ● — цветение, v — плодоношение, x — созревание семян и усыхание травянистых растений, — — покой.

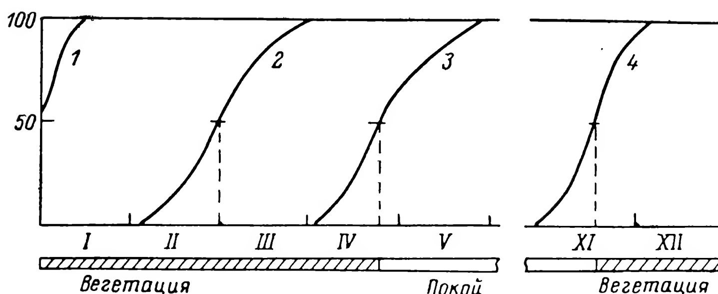


Рис. 1. Кумулятивные кривые сезонного развития травянистых растений на стационаре № 2 в 1978 г.

По оси ординат — количество видов, %; *по оси абсцисс* — составные растения. *1, 4* — вегетация; *2* — цветение; *3* — усыхание.

щими видами: *Anabasis articulata*, *Artemisia inculta*, *Hammada schmittiana*, *H. scoparia*, *Lygeum spartum*, *Salsola delileana*, *S. tetragona*, *Thymelaea hirsuta* и др. Растительность солончаков представлена формациями Limonium pruinosum, Limoniastrum monopetalum, Arthrocnemum glaucum, Halocnemum strobilaceum, Salsola tetrandra, Suaeda mollis, S. pruinosa.

Следует отметить, что по мере удаления на юг от побережья Средиземного моря, где количество осадков снижается до 130 мм, растительный покров становится все более разреженным. На расстоянии 40—50 км от моря там, где проходит изогиета 50 мм, сомкнутые растительные сообщества уступают место пустыне.

Сезонное развитие растительности изучалось на стационарах и во время маршрутных исследований.[1] Всего наблюдениями было охвачено более 80 видов растений. Данные по фенологии доминантов и аспектных видов приведены в табл. 4.

Анализ климатических показателей и материалов по фенологии позволяет отметить следующие особенности сезонного развития растительности пастбищного массива:

1) фенологический год не совпадает с календарным;

2) год делится на два сезона: прохладный и влажный, жаркий и сухой.

Если принять даты перехода среднесуточных температур через 20° за границы сезонов, то продолжительность прохладного и влажного сезонов составит по средним многолетним данным 171 день (с 17 октября по 6 апреля). Соответственно период с 7 апреля по 16 октября следует отнести к жаркому и сухому сезону.

Сезонное развитие растительности пастбищного массива проходит в соответствии с указанным делением года на два сезона, при этом в отдельные годы варьирование сроков прохождения фенофаз подвержено значительной изменчивости (это так называемая погодичная фенологическая изменчивость). Начало прохладного периода характеризуется усилением роста кустарников и полукустарников, вегетирующих в условиях средиземноморского засушливого климата круглый год. В это же время начинается вегетация травянистых растений, продолжающаяся до конца влажного сезона.

Представление о сроках вегетации травянистых растений дает рис. 1, на котором приведены в графической форме результаты наблюдений на стационаре № 2. Стационар был заложен в сообществе Lygeum spartum+Asphodelus microcarpus. Для построения кумулятивных кривых обработаны данные наблюдений по 28 видам травянистых растений, из которых наибольшее распространение имеют *Adonis microcarpa*, *Asphodelus microcarpus*, *A. tenuifolius* Cav., *Cutandia dichotoma* (Forsk.) Trab., *Filago desertorum* Pomel, *Hordeum leporinum* Link, *Malva aegyptia* L., *Papaver hybridum* L., *Ranunculus asiaticus* L., *Trigonella stellata*.

Для выделения сезонов принят критерий массового наступления фенофаз, соответствующий медиане (т. е. когда 50% видов перешли в соответствующее

[1] Фенологические наблюдения на стационарах велись С. Тугельбаевым и У. Пратовым.

состояние). Можно видеть (табл. 4), что в 1978 г. с 1 января по 24 апреля продолжалась вегетация травянистых растений. Массовое цветение и плодоношение трав образует красочный аспект в конце влажного периода года. С 15 апреля по 16 ноября травы находились в состоянии покоя (сухой и жаркий период года). Затем начался новый вегетационный период.

В сухой и жаркий период года продолжается вегетация кустарников и полукустарников, доминирующих в растительном покрове пастбищного массива. В это время наблюдается массовое цветение и плодоношение видов рода *Salsola*, а также некоторых других видов (табл. 4).

Имея приведенные выше данные, можно приступить к составлению карт сезонных синузиальных аспектов. Кроме материалов по фенологии и климатических данных, необходимо иметь также геоботаническую карту. В наших исследованиях имелись геоботаническая карта и карта продуктивности пастбищ М. 1 : 50 000.

На картах сезонных синузиальных аспектов показывается фенологическое состояние синузий на определенный отрезок времени. В качестве такого периода нами принята декада. При этом мы исходим из следующих соображений. Точность глазомерного метода фенологических наблюдений характеризуется средней квадратической ошибкой порядка ± 2.5 дней (Кирильцева, 1975). Экологическая изменчивость составляет в изученном районе, по нашим наблюдениям, около ± 5.0 дней. Если мы примем за отрезок времени декаду, учтем экологическую изменчивость и точность глазомерного метода фенонаблюдений, то сезонные карты могут дать информацию о фенологическом состоянии синузий за период, равный 10.0 ± 5.0 дней. Таким образом, мы можем утверждать, что показанное на картах фенологическое состояние синузий в 95% случаев не выходит за пределы 20 дней.

Необходимо также определить масштаб картографирования и выбрать сезоны, а в пределах сезонов — декады, для которых будет охарактеризовано фенологическое состояние растений. Так как в наших исследованиях сезонные карты использовались в качестве дополнения к основным тематическим картам М. 1 : 50 000, был принят масштаб картографирования 1 : 200 000. Растительные сообщества на этой карте показаны на уровне формаций.

Сезонные аспекты были охарактеризованы по следующим четырем декадам: III декада января (середина влажного периода года), III декада марта (конец влажного периода года), III декада июля (середина жаркого и сухого периодов года), II декада октября (конец жаркого и сухого периодов года). В соответствии с этим были разработаны легенды сезонных геоботанических карт, приводимые ниже.

Легенда карты сезонных аспектов середины влажного периода года

Сезонные аспекты кустарниковых синузий:
вегетация кустарников (*Anabasis articulata*, *Hammada schmittiana*, *H. scoparia*, *Limoniastrum monopetalum*, *Salsola tetragona*, *S. tetrandra*, *S. schweinfurthii*, *Suaeda pruinosa*);
цветение кустарников (*Retama raetam*, *Suaeda mollis*, *Thymelaea hirsuta*).
Сезонные аспекты полукустарниковых синузий:
вегетация полукустарников (*Arthrocnemum glaucum*, *Artemisia inculta*, *Limonium pruinosum*, *Salsola delileana*, *Traganum nudatum*, *Zygophyllum album*);
бутонизация полукустарников (*Pituranthos tortuosus*).
Сезонные аспекты синузий травянистых растений:
вегетация злаков (*Ammophila littoralis*, *Stipagrostis pungens*, *Stipa lagascae*);
бутонизация злака (*Lygeum spartum*);
цветение многолетнего травянистого растения *Asphodelus microcarpus*;
вегетация разнотравья.

Легенда карты сезонных аспектов конца влажного периода года

Сезонные аспекты кустарниковых синузий:
вегетация кустарников (*Anabasis articulata*, *Atriplex mollis*, *Hammada schmittiana*, *H. scoparia*, *Salsola tetragona*, *S. schweinfurthii*);
цветение и плодоношение кустарников (*Gymnocarpos decander*, *Limoniastrum monopetalum*, *Retama raetam*, *Salsola tetrandra*, *Suaeda mollis*, *S. pruinosa*, *Thymelaea hirsuta*);
Сезонные аспекты полукустарниковых синузий:

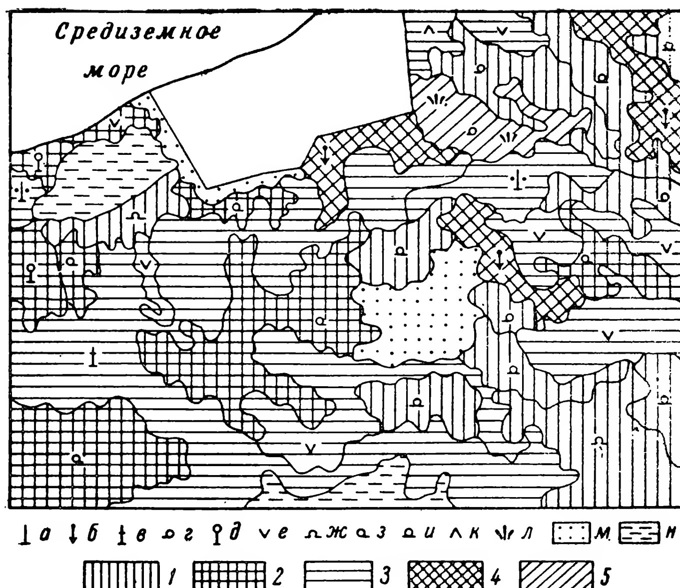


Рис. 2. Фрагмент схематической карты сезонных синузиальных аспектов середины влажного периода года в одном из районов Центральной зоны Ливии.

а — *Arthrocnemum glaucum*, *б* — *Asphodelus microcarpus*, *в* — *Halocnemum strobilaceum*, *г* — *Hammada scoparia*, *д* — *Retama raetam*, *е* — *Salsola delileana*, *ж* — *S. tetrandra*, *з* — *Suaeda mollis*, *и* — *S. pruinosa*, *к* — *Zygophyllum album*, *л* — разнотравье, *м* — пески, *н* — солончаки. Сезонные аспекты: *1* — вегетация кустарников, *2* — цветение кустарников, *3* — вегетация полукустарников, *4* — вегетация *Asphodelus microcarpus*, *5* — вегетация разнотравья.

цветение полукустарников (*Limonium pruinosum*, *Pituranthos tortuosus*, *Traganum nudatum*, *Zygophyllum album*);

Сезонные аспекты синузий травянистых растений:

цветение и плодоношение злаков (*Ammophila littoralis*, *Lygeum spartum*, *Stipagrostis pungens*, *Stipa lagascae*);

цветение и плодоношение разнотравья.

Легенда карты сезонных аспектов середины жаркого и сухого периода года

Сезонные аспекты кустарниковых синузий:

вегетация кустарников (*Anabasis articulata*, *Atriplex mollis*, *Hammada schmittiana*, *Gymnocarpos decander*, *Salsola tetragona*, *Suaeda mollis*, *S. pruinosa*, *Thymelaea hirsuta*);

цветение и плодоношение кустарников (*Hammada scoparia*, *Salsola tetragona*, *S. schweinfurthii*, *S. tetragona*);

Сезонные аспекты полукустарниковых синузий:

цветение и плодоношение полукустарников (*Arthrocnemum glaucum*, *Halocnemum strobilaceum*, *Limonium pruinosum*, *Zygophyllum album*, *Salsola delileana*);

Легенда карты конца жаркого и сухого периода года

Сезонные аспекты кустарниковых синузий:

вегетация кустарников (*Gymnocarpos decander*, *Limoniastrum*, *monopetalum*, *Retama raetam*, *Salsola tetragona*, *S. schweinfurthii*, *Suaeda mollis*, *S. pruinosa*, *Thymelaea hirsuta*).

Сезонные аспекты полукустарниковых синузий:

плодоношение полукустарников (*Limonium pruinosum*, *Pituranthos tortuosus*, *Traganum nudatum*, *Zygophyllum album*).

Сезонные аспекты синузий травянистых растений:

вегетация многолетника *Asphodelus microcarpus*.

Для графического оформления сезонных геоботанических карт была разработана система условных знаков и предложена цветовая шкала. Доминанты обозначались на карте внемасштабными условными знаками. Фенологическое состояние растений показывалось фоновой раскраской. Различные фенофазы рекомендуется показывать следующими тонами: вегетацию — зеленым, бутонизацию — фиолетовым, цветение — красным, плодоношение — коричневым, покой — серым. Одноименные синузиальные аспекты различных жизненных форм

растений показывались интенсивностью цветового тона. Самым темным тоном окрашивались фенофазы кустарников, самым светлым — фенофазы травянистых растений.

На рис. 2 дается фрагмент схематической карты аспектов середины влажного периода года для одного из районов пастбищного массива. На приводимой схеме фенофазы показаны штриховкой. Следует иметь в виду, что из четырех сезонных карт аспекты, образуемые рзнотравьем, были показаны только на двух (середины и конца влажного периода года). В связи с усыханием трав на остальных двух картах в соответствующих формациях показывались аспекты, создаваемые доминантными видами.

В заключение остановимся на практическом значении карт сезонных синузиальных аспектов. Эти карты вместе с другими материалами использовались нами для характеристики экосистем пастбищного массива и разработки мероприятий по использованию пастбищ. По нашему мнению, эти карты могут найти применение при изучении растительных ресурсов, планировании фитомелиоративных работ в пустынях, сборе плодов и семян растений, а также решении других практических вопросов сельского и лесного хозяйства.

ЛИТЕРАТУРА

Батманов В. А. (1957). Метод макрофенологического картографирования. Географический сб., IX. М.; Л., Изд. АН СССР. — Кирильцева А. А. (1975). Фитофенологическое картографирование с применением биометрических методов. Ашхабад, Ылым. — Лавренко Е. М. (1962). Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. М.; Л., Изд. АН СССР. — Харин Н. Г. (1969). Фенологическая интерпретация аэроснимков и геоботанических карт. Бот. ж., 54, 2. — Шульц Г. Э. (1966). Вопросы методики и организации фенологических наблюдений. В кн.: Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. М.; Л., Наука. — Le Houérou H. N. (1974). Ecological foundation of agricultural and range development in Libya. Rep. Gov. Libyan Arab Republic. FAO, Rome.

Институт пустынь АН ТССР,
Ашхабад.

Получено 17 I. 1980.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524.4 (23.03) (47+57)

Использование растительности высокогорий Советского Союза. — Ставрополь: Министерство сельского хозяйства РСФСР, Ставропольский научно-исследовательский институт сельского хозяйства. 1978. 115 с. Ц. 40 коп. Т. 600 экз.

E. P. MATVEYEVA. (*A REVIEW*). THE USE OF THE VEGETATION OF THE HIGHLANDS OF THE SOVIET UNION. 1978

Рецензируемый сборник является вторым выпуском итогов работы VI Всесоюзного совещания по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Первый выпуск (с 14 статьями) вышел в 1977 г. и был прорецензирован (Е. П. Матвеева, 1979 г.).

В новом сборнике опубликовано 15 работ, посвященных флоре и растительности лесов и лугов, вопросам эрозии почв, интродукции растений, в частности лекарственных, раскрытию генетико-селекционных закономерностей. Как и в первом, в рецензируемом издании преобладает тематика, посвященная растительности Кавказа (9 из 15 статей), что обедняет географический диапазон докладов Всесоюзного совещания; 8 работ посвящено лесам и кустарниковым сообществам, 2 — луговым, 4 — вопросам интродукции и полезным растениям, 1 — зерновым культурам.

Отступая от порядка расположения статей, мы обсудим их согласно имеющимся разделам.

Статья Г. Т. Беленко «Пихтарники северных склонов на Северо-Западном Кавказе, их водорегулирующая роль и принципы хозяйственного использования» посвящена лесам из пихты кавказской *Abies nordmanniana* отрога Передового хребта (хр. Инженерный) на высоте 1300—1500 м над ур. м. Они представлены папоротниково-разнотравной группой типов лесов с участием бука восточного *Fagus orientalis*, входящего в I ярус, с примесью клена высокогорного *Acer trautvetteri*. В редком подлеске встречаются *Rhododendron ponticum*, *Ilex colchica*, *Vaccinium arctostaphylos*. В травяном покрове (40—50% покрытия) представлены папоротники — *Dryopteris filix-mas*, *Athyrium filix-femina*, а также *Oxalis acetosella*, *Festuca montana* и др.

Изучение водорегулирующих функций пихтарников показало их большое значение для сохранения благоприятного водно-физического состояния бурых горно-лесных почв. Поверхностный сток в них практически отсутствует. Но в связи с рубками леса, особенно сплошными, повреждающими и уплотняющими поверхность почвы, водно-физические свойства почв сильно изменяются в худшую сторону. В результате детальных стационарных исследований автор приходит к выводу о недопустимости сплошных и постепенных рубок близ верхней границы леса и о возможности изъятия спелой древесины только путем выборочных рубок и воздушной трелевки.

В статье А. И. Поляковой «Влияние хозяйственной деятельности на изменение почвозащитных функций в горных лесах Карачаево-Черкесии» на основании полученных количественных данных водопроницаемости почв, содержания гумуса, высоты местности и других показателей подчеркнута опасность последствий нерационального лесоэксплуатационного механического воздействия на почву при тракторной трелевке леса по сравнению с использованием канатных установок.

Е. А. Рубцов, Л. Я. Рубцова в сообщении «О необходимости восстановления растительного покрова в эрозионно-селевых районах Северного Кавказа» подчеркивают катастрофическое значение эрозионно-селевых явлений в горах выше верхней границы леса, особенно в центральной части Северного Кавказа. В отдельные годы селевые потоки наносят ущерб в 10 млн. руб. и более. Борьба с селями сводится в основном к фитомелиоративным мероприятиям — лесо- и лугомелиорации. Важнейшим противоселевым приемом является расширение площади горных лесов. За последнее столетие верхняя граница леса заметно сни-

зилась, и теперь, чтобы поднять ее до прежнего уровня, до высоты 2600—2700 м над ур. м., необходимо преодолеть 300—500 м по вертикали. Для облесения рекомендуются следующие виды: березы — бородавчатая, Литвинова или Радде, сосна крючковатая, рододендрон кавказский, облепиха. Авторы считают мелиорацию земель субальпийского и альпийского поясов одним из средств улучшения высокогорных пастбищ, при этом они рекомендуют проводить как поверхностное, так и коренное улучшение даже на склонах 8—10° крутизны. По нашему мнению, применение методов коренного улучшения на крутых склонах может привести к не менее катастрофическим последствиям, чем сплошное вырубание лесов. В горах даже на пологих склонах в селеопасных районах восстановление выродившихся лугов возможно только приемами поверхностного улучшения.

Статья И. С. Сафарова «Лесоводственное значение изучения динамики климатической границы лесов и лесной растительности в высокогорьях Восточного Кавказа» не вполне оправдывает название. В ней дается сравнительная характеристика высокогорных лугов исследованного региона на разных высотах и экотопах. Собственно же лесоводственному значению изучения динамики климатической границы лесов и лесной растительности посвящен лишь последний абзац статьи, призывающий к охране и восстановлению высокогорных лесов для изучения их естественной верхней границы распространения.

М. Ю. Халилов в статье «О современной верхней границе и антропогенной смене лесной растительности на Малом Кавказе», характеризуя разные лесные сообщества и группы древесно-кустарниковых пород, называет выпас скота основным фактором их деградации, особенно у верхней границы леса. Одновременно он отмечает, что прекращение выпаса или иного сельскохозяйственного воздействия (забрасывание пашни) способствует лесовозобновлению при наличии в окружении лесных массивов или групп древесно-кустарниковых зарослей. Особо подчеркивается благоприятное влияние зарослей шиповника, препятствующих проникновению травянистой растительности. В заросли шиповника проникают семена древесных пород и начинается лесовозобновление.

М. А. Голубец, А. П. Коваленко, Б. А. Крок, Л. И. Половников в статье «Водорегулирующая роль Карпатской высокогорной растительности» пришли к заключению, что смена высокогорных криволесий и приполонинских лесов вторичными луговыми группировками ведет к ухудшению гидрологического режима Карпатской горной системы. Выводы авторов подкреплены анализом фактических данных трех таблиц и не вызывают сомнений.

Статья В. И. Комендара, Н. В. Дубанича, С. С. Фодора и Ю. В. Манивчука «Пути восстановления верхней границы леса в Карпатах» перекликается с предыдущей. Указывается, что современная граница леса, проходящая на высотах 1200—1550 м над ур. м., за последнее столетие снизилась на 100—150 м и на месте бывших лесов развилась белоусовая формация, что ослабило защитные функции приполонинских лесов. Авторы статьи в течение 16 лет в районе полонины Ровная в белоусниках ведут опытные посадки разных древесных и кустарниковых пород, как местных, так и завезенных из Тянь-Шаня и Северной Америки. Исследования показали, что для восстановления верхней границы леса в Карпатах более пригодны местные породы, семена которых собраны в зоне приполонинских лесов. К ним относятся ель обыкновенная, кедр европейский, ива силезская. Из инорайонных древесных пород перспективными оказались псевдотсуга тиссолистная, сосна сибирская и ель тяньшаньская.

В статье В. М. Шихотова «Борьба с колючими кустарниками на горных пастбищах Киргизии» сообщается о широком распространении этих кустарников на Тянь-Шане и Алае, занимающих около 300 тыс. га. В сухостепном, степном и лугово-степном поясах на высотах 1600—2500 м над ур. м. господствуют *Caragana pleiophylla*; в луговом, в пределах 2400—3000 м, — *C. jubata*. Меньшие площади занимают *C. kirghisorum*, *C. turfanensis*, *C. laeta*, *C. leucophloea*, *C. aurantiaca*, *C. camilli-schneideri*. К ним в лугово-степном и луговом поясах присоединяются шиповники *Rosa spinosissima*, *R. fedtschenkoana*, *R. alberti*, *R. beggerana*, *R. platyacantha*.

Исследования, проведенные во внутреннем Тянь-Шане, Иссык-Кульской котловине и Киргизском хребте, показали, что наиболее эффективным методом борьбы с кустарниками является химический. К избирательным формам гербицидов растения наиболее чувствительны в фазу цветения. Приводятся данные о разных гербицидах, нормах и кратности опрыскивания, степени устойчивости и чувствительности разных видов кустарников, травянистых растений, имеющих кормовое значение, и сорного разнотравья. В конце статьи приведены 3 таблицы изменения урожайности травяного покрова закустаренных и очищенных от кустарников пастбищ. Полученные материалы представляют ценность для практического улучшения пастбищ.

Б. Ю. Хакунов в статье «Коренное и поверхностное улучшение горных лугов — основа укрепления кормовой базы животноводства Карачаево-Черкесии» сообщил, что горные луга рассматриваемого края нерациональным использованием и отсутствием ухода превращены в низкопродуктивные сенокосы и пастбища. Проведенные опыты по коренному и поверхностному улучшению горных лугов с внесением минеральных удобрений дали хорошие результаты. Качество травостоев улучшилось и продуктивность увеличилась в 2—3 раза в первом случае и в 2 — во втором. Но коренное улучшение на склонах может вызвать опасность эрозии, чего не происходит при поверхностном подсеве семян и внесении удобрений. Думается, лучше получить увеличение урожая в 2 раза с гарантией, что развившийся более густой травостой и сомкнутая дернина природных сообществ будут препятствовать эрозии, чем получить несколько большую прибавку продукции с риском усилить деятельность селевых потоков в период распахивания старой дернины и формирования слабой новой.

Работа Т. А. Проскурниковой, А. С. Лайвант, Ю. В. Кирсановой, А. А. Ясыновой «Влияние удобрений на биохимические показатели пастбищных злаков Киргизии» содержит большой фактический материал по динамике азотистых веществ и углеводов в надземной массе *Festuca valesiaca*, *Stipa capillata*, *Dactylis glomerata* на удобренных и контрольных делянках. Анализы показали существенное влияние удобрений на все стороны обмена веществ в растениях, в том числе на значительное повышение количества азотистых веществ и растворимых углеводов. Исследованные виды растений по-разному реагировали на внесение удобрений, что связано с особенностями их биологии и физиологии, избирательной способностью поглощения и мобилизации элементов минерального питания. На удобряемых пастбищах растения сохраняют питательную ценность более длительный срок, удлиняется и период их вегетации. Неодинаково идет биосинтез различных групп азотистых веществ, в результате чего соотношение белковых и небелковых фракций азота изменяется. Проведенные исследования показали, что некоторые внутренние процессы, происходящие в растениях под влиянием удобрений, влияют не только на урожай, но и на качественный состав пастбищного корма.

Статья Б. Г. Головкина «Интродукционные фонды высокогорных флор» является обобщением литературных данных по культуре высокогорных растений разных регионов земного шара. Автор учел 1076 высокогорных видов полезных растений, которые хорошо прививались в культуре, как правило, на равнине. Он показал распределение интродуцированных видов растений по отдельным горным регионам и подчеркнул их эколого-географическую приуроченность к горным поясам. Автор указывает, что 67%, или 718 видов из общего числа, являются декоративными. Отмечается незначительная доля видов флоры высокогорий, прошедших испытание и вошедших в культуру, например по Кавказу 19.4%, для Скалистых гор США и Канады — 20%. Автор подчеркивает, что при стремлении ввести в культуру дикорастущие виды растений необходимо различать среди них три группы: 1) не требующие селекционного улучшения; 2) требующие предварительного улучшения; 3) требующие гибридизации с имеющимися культиварами. Каждая из этих групп требует разработки специальной агротехники возделывания или подыскания соответствующих экологических условий для выращивания.

Автор считает, что изучению потенциального экологического диапазона высокогорных растений уделяется недостаточно внимания и призывает энергичнее выявлять полезные растения высокогорий с их ценными признаками: многолетностью, морозостойкостью, специфичностью химического состава и ценными хозяйственными качествами.

В статье А. А. Малышева «Выращивание женьшеня в горных условиях Северо-Западного Кавказа» сообщается об опытах, впервые проведенных в Тебердинском заповеднике. Они дали положительные результаты по выращиванию женьшеня на высоте 1400 м над ур. м., где его биологическая активность увеличилась в 1.5—2 раза по сравнению с активностью растений из Китая, п-ова Корея и Подмосковья и сближается с таковой дикорастущих растений в Приморском крае СССР. Сообщаются сведения по росту и биологии развития женьшеня в новых для него горных условиях и проводятся сравнения с особенностями его развития в районах естественного произрастания. Следует высоко оценить результаты проведенных исследований и переданных на испытание в лесные хозяйства рекомендаций по выращиванию женьшеня — этого ценнейшего лекарственного растения, природный ареал которого крайне ограничен.

В статье Д. А. Муравьева, О. В. Ефимовой, Е. З. Асоевой, Я. С. Савченко «Растительные ресурсы облепихи, шиповника и барбариса в высокогорьях Кабардино-Балкарии» сообщается о зарослях *Hippophaë rhamnoides*, *Berberis vulgaris* и *Rosa cinnamomea* в Баксанском, Чегемском и Советском районах, пригодных для промышленной заготовки, с указа-

нием занимаемой площади и запасов сырья этих видов и содержания в них биологически активных веществ.

В работе Л. Н. Филипповой «Зависимость успеха введения в культуру местных дикорастущих растений Мурманской области от их происхождения и способа переноса в питомник» приведены итоги 10-летних испытаний более 700 образцов 403 видов травянистых растений и кустарничков. Большинство растений высаживалось в питомник дернинами, взятыми из природных местообитаний. Параллельно рассада выращивалась из семян и высаживалась в специальные питомники, семена также высевались прямо в грунт, в два срока, весной и осенью. Лучшие результаты дала пересадка в питомники взрослых растений (дернины) — 91.8% приживаемости, а при посеве семян — 70—75. Наиболее перспективными в культуре оказались растения горных тундр, 49% которых ежегодно плодоносили, в то время как из растений других горных поясов плодоносили лишь 12—27% от общего числа. По способности к самосеву в питомнике автор выделила три группы: дающие самосев регулярно и в большом количестве; дающие самосев часто, но не очень обильный; дающие самосев только иногда и в незначительном количестве. Дан перечень видов по выделенным группам. Проведенные исследования представляют большой интерес в связи с интродукцией ряда декоративных растений горных тундр на равнинные территории.

В работе В. В. Скрипчинского, М. М. Джуккаева «Использование высотной поясности Ставропольского края для изучения состава сортовых популяций зерновых культур» приводятся результаты испытания различных биотипов пшеницы, ячменя и ржи на семи высотных участках от 204 до 1780 м над ур. м.

Оценивая содержание сборника в целом, следует отметить, что наибольшее освещение в нем получила проблема снижения верхней границы лесов и необходимости ее повышения (восстановления), а также разумного и бережного отношения к горным и особенно высокогорным лесам во время их эксплуатации. Эта проблема важна не только для Кавказа и Карпат, но и для лесных поясов всех горных систем страны.

Очень интересны и разнообразны статьи по интродукции и растительным ресурсам. Привлекает внимание статья о влиянии удобрений на биохимический состав растений.

Остается выразить сожаление, что в двух сборниках, посвященных итогам работы VI Всесоюзного совещания по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий, опубликовано только 29 сообщений из 59 заслушанных докладов, среди которых было еще много не менее интересных, чем опубликованные.

Е. П. Матвеева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 III 1981.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (470.57)

R. Schubert, E. Jäger, E.-G. Mahn. Vergleichende geobotanische Untersuchungen in der Baschkirischen ASSR. 1. Teil: Wälder. Hercynia, N. F., Leipzig 16 (1979) 3, S. 206—263 (**Р. Шуберт, Э. Ягер, Е.-Г. Манн.** Сравнительные геоботанические исследования в Башкирской АССР. Сообщение I. Леса, 1979)

Z. M. NAZIROVA, B. M. MIRKIN, L. G. NAUMOVA. *R. SCHUBERT, E. JÄGER, E.-G. MAHN.* COMPARATIVE GEOBOTANICAL INVESTIGATIONS IN THE BASHKIR ASSR. REPORT 1. FORESTS, 1979

Как известно, фитоценологи стран Западной и Центральной Европы пользуются единой классификацией растительности, выполненной в принципах Браун-Бланке на основе флористических критериев. Постоянные синтаксономические ревизии, которые продолжаются по сей день, общей целостности системы не меняют. Каждая ревизия дает основание для нового усовершенствования классификации.

Однако классификационные построения сторонников Браун-Бланке практически обрываются у границ нашей страны, и стремление расширить сферу приложения этих принципов характерно как для многих отечественных фитоценологов, которые в последние годы с большим интересом относятся к направлению Браун-Бланке, так и для наших зарубежных коллег, заинтересованных в установлении восточных границ выделенных ими синтаксо-

нов. Из числа зарубежных ученых, которые пытаются осмыслить растительность нашей страны в категориях флористической классификации, нужно выделить геоботаников ГДР, и рецензируемая статья — один из результатов этой деятельности.

Башкирский государственный университет и Университет им. Мартина Лютера в Галле связаны долголетним соглашением о содружестве, предусматривающим, в частности, взаимную ознакомительную практику студентов на территории ГДР и Башкирии. Авторы рецензируемой статьи руководили ознакомительной практикой студентов, посетили Башкирию в разные сроки в период 1975—1977 гг. и смогли ознакомиться с районами, в которых представлены основные варианты ее растительности. Эти сравнительно короткие и ограниченные проходимостью дорог экскурсии авторы статьи использовали весьма плодотворно, и, предваряя общую оценку статьи, можно отметить, что им удалось понять закономерности флористического строя лесных сообществ Башкирии. Естественно, что синтетические минимальные ареалы (т. е. площади выявления типов-фитоценонов) ими не могли быть охвачены, как и все типы лесных сообществ. Отсюда картина лесной растительности, нарисованная авторами статьи, выглядит чрезмерно обобщенной и неполной. И тем не менее исследовательский опыт позволил авторам сделать поразительно много, и мы предпочтем говорить в рецензии не о том, что немецкие коллеги не сделали, а о том, что уже сделано, тем более что сами они, начиная с «Введения», неоднократно оговаривают недостаточную полноту использованных для статьи данных (неполный охват территории, отсутствие в списках видов из числа весенних геофитов и т. д.). Публикуемые результаты исследований авторы рассматривают лишь как основу для дальнейшего изучения растительности с позиций концепции Браун-Бланке и пособие для дальнейших ознакомительных практик студентов.

После краткого «Введения» авторы дают сопоставительный анализ климата на территории ГДР и Башкирии и показывают, что, несмотря на общность широтного положения в силу разной степени континентальности, климаты этих районов существенно отличаются, что и является причиной различия в растительности. Приведено шесть климадиаграмм по Вальтеру — для Уфы, Учалов и Мраково в Башкирии и для Галле, Веймара и Бад-Эльстера в ГДР. Кроме того, проанализирован ряд традиционных климатических показателей, таких как абсолютные минимумы температур, продолжительность безморозного периода, сумма положительных температур и т. д.

Кратко рассмотрев геологические особенности и орографию республики, авторы большое внимание уделяют истории растительности, так как наряду с современным климатом эти данные помогают объяснять различия растительности сравниваемых районов. Они опираются в основном на работы П. Л. Горчаковского (вообще, авторы достаточно хорошо ориентируются в советской литературе по изученному району и цитируют также работы С. Е. Рожанец, С. Ф. Курнаева, Б. П. Колесникова, Б. М. Миркина и др.).

Подчеркивается слабое оледенение Башкирии, где в период ледового максимума даже на западных предгорьях сохранялись рефугиумы леса, что объясняет высокое флористическое разнообразие территории (свыше 2000 видов). Островной характер ареалов некоторых реликтов (*Laser trilobium*, [1] *Cephalanthera longifolia* и многие другие) связан с неблагоприятными периодами, оторвавшими эти острова от основной области распространения в Западной и Центральной Европе. Совершенно справедливо авторы акцентируют внимание на возрастающей роли человека, влияние которого уже давно перекрыло процессы, связанные с изменениями климата.

Говоря о системе природных зон Башкирии, они относят южную и юго-восточную ее части к субмеридиональной зоне аналогично части ГДР, которая расположена южнее Гарца. В дальнейшем же они руководствуются одиннадцатью подразделениями растительности Башкирии, которые выделены П. Л. Горчаковским и достаточно полно отражают и широтную зональность, и вертикальную поясность республики. Флористические классификационные единицы оказались достаточно хорошо согласованными с этими подразделениями.

Большой интерес для советского читателя представляет раздел о хорологическом сравнении лесной растительности ГДР и Башкирии, так как школа ботаников из Галле авторитетна в фитохорологии и имеет в этой области ботанической географии общепризнанные заслуги.

Несмотря на различия степени континентальности, в лесах Башкирии и ГДР общее сходство флоры составляет почти 90%, причем в особенности сходен видовой состав широко-

[1] Латинские названия растений приводятся нами в таком написании, как они даны в рецензируемой статье.

лиственных лесов, однако оставшиеся 10% несходства очень существенны, так как в Башкирии отсутствуют многие высокие деревья (*Quercus petraea*, *Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior*, *Prunus cerasus*, *Tilia platyphyllos*, *Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Ulmus minor*), нет таких вечнозеленых видов травяного яруса, как *Hepatica nobilis*, *Lamium galeobdolon*. В то же время при обедненности флористического состава видовая насыщенность в башкирских лесах не ниже, чем в лесах ГДР, и в экологическом плане видовой состав сообществ более насыщен и контрастен, виды образуют сочетания, которые для условий ГДР, казались бы, просто невозможными. Под более светлый, чем в ГДР, полог лесов проникают степные и лесостепные растения, такие как *Adenophora liliifolia*, *Trifolium lupinaster*, *Phlomis tuberosa*, *Dracocephalum ruyschiana*. Эту осветленность полога авторы связывают с периодическими вспышками численности непарного шелкопряда, что, по нашему мнению, маловероятно: осветление скорее связано со снижением бонитета и полноты насаждений вследствие аридизации климата.

Говоря о хорологической структуре флоры разных типов леса Башкирии, авторы в особенности подчеркивают гетерогенность флоры сосняков, с чем нельзя не согласиться. Так, внутри флористического комплекса сосняков выделено девять элементов:

1. Широко распространенные евразиатские лесные растения (*Betula verrucosa*, *Populus tremula*, *Sorbus aucuparia*, *Urtica dioica*, *Solidago virgaurea*).
2. Элементы темнохвойной тайги (*Trientalis*, *Maianthemum*, *Vaccinium myrtillus*).
3. Евросибирский высокотравный таежный комплекс (*Pleurospermum uralense*, *Cirsium helenioides*, *Heracleum sibiricum*, *Saussurea controversa*).
4. Эврихорные элементы евразиатских широколиственных лесов (*Aegopodium podagraria*, *Vicia sepium*, *Glechoma hederacea*).
5. Евразиатские степные растения с разорванным ареалом (*Adenophora liliifolia*, *Lathyrus gmelinii*, *Trifolium lupinaster*).
6. Широко распространенные евросибирские растения (*Adonis vernalis*, *Inula hirta* *Campanula glomerata*).
7. Евразиатские континентальные степные и лесостепные кустарники (*Crataegus sanguinea*, *Rosa majalis*, *Cotoneaster niger*, *Spiraea crenata*, *Caragana frutex*).
8. Евразиатские петрофиты с восточным ареалом (*Sedum hybridum*).
9. Евразиатские субмеридионально-бореальные крупные болотные травы (*Sanguisorba officinalis*, *Filipendula ulmaria*, *Polygonum bistorta*).

С темнохвойными лесами авторам удалось познакомиться весьма поверхностно, они посетили всего лишь один участок такого леса в районе с. Байсакалово, и потому отмеченная ими неполнота выраженности флористического комплекса темнохвойных лесов, естественно, относится только к этому форпосту. Брусника, указанная в числе редких видов, на Урале довольно массова и заготовляется жителями г. Белорецка и многих деревень.

Раздел о социологическом сравнении лесной растительности Башкирии и ГДР — кульминация обсуждаемой статьи. Если при работе в Монголии немецкие авторы избегают синтаксономических адресов и ограничивают свою задачу скрупулезным выделением безранговых типов-фитоценонов (Кашапов и др., 1980), то в этом случае они опирались на созданную синтаксономическую иерархию синтаксонов Центральной Европы и сделали попытку подключить к ней выделенные в Башкирии фитоценоны на правах самостоятельных ассоциаций или реже иных рангов. Безусловно, такое подключение пока еще весьма условно, так как флористическая специфика лесов Башкирии велика, и, как полагают авторы рецензии, для континентальных районов Восточной Европы в дальнейшем придется выделить ряд викариантных синтаксонов ранга, более высокого, чем ассоциация (союзов, порядков и даже классов). Однако и те синтаксономические адреса, которые даны немецкими ботаниками в первом приближении, очень интересны и полезны. Кратко рассмотрим установленные ассоциации лесов Башкирии.

1. Aegopodio—Tilietum — леса с *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Ulmus scabra*, *Quercus robur*. Характерные виды подлеска *Corylus avellana*, *Prunus padus*, *Euonymus verrucosa*. Травостой соответствует дубово-грабовым лесам Западной Европы, хотя там нет такого четко выраженного доминирования *Aegopodium podagraria* и отсутствует высокотравье — *Urtica dioica*, *Aconitum septentrionale*, *Pulmonaria mollis*, *Cacalia hastata*. Видимо, выделение субассоциации Aegopodio—Tilietum cicerbitetosum для севера Башкирии все же не оправдано, так как *Cicerbita macrophylla* имеет слишком широкую экологическую амплитуду. Ассоциация относится к классу Carpino—Fagetea (Br.-Bl. et Vlieg. 37) Jakucs 67, самостоя-

тельному союзу Querco—Tilion, подобному Eu-Carpinion Scam. et Pass. 59 или Carpino—Quercion Scam. et Pass. 59.

2. Caragano—Pinetum — сосняки с березой на известняках с развитым ярусом подлеска (*Lonicera xylosteum*, *Rosa majalis*, *Viburnum opulus*, *Chamaecytisus zingeri*, *Crataegus sanguinea*) при участии сухолюбивых видов, в том числе *Caragana frutex* и *Schivereckia monticola*. Авторы затруднились отнести эту ассоциацию к какой-либо высшей единице синтаксономии лесов ГДР, но, видимо, она наиболее близка к союзу Cytiso—Pinion Krausch 62 класса Pulsatillo—Pinetea Oberd. 67.

3. Pruno—Quercetum — сухие дубняки с березой, реже с липой и кленом. В подлеске — *Lonicera xylosteum*, *Rosa majalis*, *Prunus fruticosa*. В травяном ярусе — светолюбы и засухоустойчивые виды, такие как *Galium boreale*, *Tanacetum corymbosum*, *Campanula persicifolia*, *Serratula gmelinii* и др. Авторы ставят вопрос о выделении союза Pruno—Quercion roboris как викарианта по отношению к союзу Quercion petraeae Zolyomi et Jakucs 57 в классе Quercetea pubescenti—petraeae (Oberd. 48) Doing 55. Отсутствие в Башкирии видов, давших название классу, в данном случае не имеет особого значения, так как диагностическая комбинация любого синтаксона распадается у границ экологического или географического ареала и главное в синтаксономическом решении ботаников из Галле — показать близость ксерофитных дубняков Башкирии к их аналогам в Центральной Европе. Разумеется, дальнейший сбор материала может повести синтаксономию по иному пути и, быть может, союз Pruno—Quercion окажется на положении крайнего звена ряда внутри союза Querco—Tilion.

4. Tilio—Piceetum — типичные хвойно-широколиственные леса с участием также пихты. Однако, учитывая общее сходство травяного яруса этих лесов и типичных широколиственных, авторы совершенно справедливо подчиняют этот синтаксон союзу Querco—Tilion, пока условно относимого к Carpino—Fagetea (Br.-Bl. et Vlieg. 37) Jakucs 67. Видимо, есть основания в перспективе ставить вопрос и о более высоком ранге отражения особенностей широколиственных лесов Восточной Европы у границ их ареала вплоть до выделения класса Querco—Tilietea.

5. Abieti—Pinetum — вариант хвойно-широколиственных лесов (на этот раз липа уже не входит в древостой, а находится только в подлеске). Наряду с *Glechoma hederacea*, *Dryopteris filix-mas*, *Stellaria holostea*, *Cacalia hastata*, *Actaea spicata*, *Carex pilosa*, снижающими и постоянство, и обилие, появляются *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Orthilia secunda*. Определение синтаксономических координат этой ассоциации пока не выполнено, так как эти сообщества в равной степени близки и к Querco—Tilion и к Vaccinio—Piceetea Br.-Bl. 39 em Pass. 63. Рецензенты считают, что отнесение этих сообществ к Vaccinio—Piceetea с выделением соответствующего восточного викариантного союза будет лучше отражать «горизонтальное» варьирование растительности.

6. Filipendulo—Betuletum — сборная ассоциация заболоченных лесов с березой пушистой на северо-востоке Башкирии, где наряду с эвтрофами, подобными *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Carex caespitosa*, появляются и таежные виды — *Trientalis europaea*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Empetrum nigrum*, *Linnaea borealis*, *Rubus chamaemorus*. Внутри этого синтаксона соответственно заложены по крайней мере две единицы ранга ассоциации, для обоснования которых у авторов пока не было материала. Ассоциация подчинена порядку Shpagno—Betuletalia Lohm. et Tx. 55 (союз Betulion pubescentis Lohm. et Tx. 55, класс Uliginosi—Betulo—Pinetea Pass. 68). Возможно, что придется выделить и самостоятельный класс Filipendulo—Betuletea, так как провинциальные отличия растительности Башкирии проявляются и в заболоченных лесах.

7. Calamagrostio—Laricetum russicae — зауральские березово-лиственнично-сосновые леса сибирского типа, которые не имеют аналогов в Европе и близки к монгольским лиственничникам. Авторы обращают внимание на осветленность этих лесов и насыщенность травяного яруса ксерофитами — *Thalictrum minus*, *Filipendula vulgaris*, *Brachypodium pinnatum*, *Phleum phleoides* и др. Предполагается существование ряда субассоциаций: с *Pleurozium schreberi*, *Pulsatilla patens*, *Antennaria dioica*; с *Ptilium crista-castrensis*, *Abietinella abietina*; с *Cladonia rangiferina*.

8. Salicetum albae — ивняки прирусловой поймы с *Bromopsis inermis*, *Rubus caesius*, *Phalaris arundinacea*.

9. Salici—Populetum — тополевники с ивой и молодыми экземплярами *Ulmus laevis*. Обе ассоциации отнесены к союзу Salicion albae (Soo 36) Tx. 55 класса Salicetea purpureae Moor 58.

10. Querco—Ulmetum — леса центральной поймы, которые, по мнению авторов, близки к Fraxino—Quercion (Oberd. 53) Pass. 68 класса Carpino—Fagetea (Br.-Bl. et Vlieg.

37) Jakucs 67. Опять-таки рецензентам представляется, что для отражения специфики ранг должен быть не ниже союза, т. е. центральнопойменные леса Башкирии — это по крайней мере союз Querco—Ulmion, так как в них не только отсутствует род *Fraxinus*, но есть и масса прочих отличий от их центральноевропейских аналогов.

В целом, конечно, пойменные леса показаны в рецензируемой статье наименее полно, так как не только выпали весьма характерные для Башкирии черноольшатники (класс Alnetea glutinosae Br.-Bl. et Tx. 43), но и ксерофильно-кустарниковые тополевники южных пойм.

Заканчивая рецензию, можно лишь благодарить немецких авторов за ценный вклад в изучение растительности лесов республики. Их синтаксономическая схема — это по существу «леса», в которых может быть построено «здание» классификации лесов Башкирии на эколого-флористической основе. Следует обратить внимание на тщательность документации выводов, которые делают авторы статьи. Свыше трех четвертых объема публикации — фитоценологические таблицы, карты ареалов, климадиаграммы и фотографии. Только такая публикация может быть предметом синтаксономической дискуссии. При чисто текстовом и произвольном описании растительности «зашифрованность» выделенных единиц исключает какие-либо серьезные споры, а соответственно — и рождение истины.

ЛИТЕРАТУРА

Кашапов Р. Ш., Миркин Б. М., Гареева Л. М. (1980). Рец. *В. Хильбиг, Ц. Жамсран.* К познанию растительности Кобдосского аймака (Монгольская Народная Республика), 1977. Бот. ж., 65, 3.

З. М. Назирова, Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова.

Башкирский государственный университет,
Институт биологии БФ АН СССР,
Башкирский государственный педагогический институт,
Уфа.

Получено 12 IX 1980.

УДК 019.941 : 002.01 : 582.89

Hiroe Minosuke. *Umbelliferae* of World (Engl. and Jap.). Ariake Book Company, Matsuo Biru, 8—10, 6-Chome, Hongo, Bunkyo-ku, Tokyo City, Japan, 2128 pp., 218 fig., Issued February 28, 1979. (**М. Хиро.** Зонтичные мира. 1979)

P. G. GOROVOY. *M. HIROE.* UMBELLIFERAE OF THE WORLD

Автор книги «Зонтичные мира», профессор университета в Киото, Миносуке Хиро опубликовал за последние 30 лет ряд обзорных таксономических работ по сем. *Umbelliferae* Азии (Hiroe, 1958, 1962, 1967; Hiroe, Constance, 1958). Он известен также как исследователь пищевых растений и цитотаксономист. По инициативе этого ботаника в Японии было организовано издание великолепного двухтомного атласа с цветными фотографиями орхидей и текстом по таксономии японских представителей сем. *Orchidaceae* (Hiroe, 1971). В рецензируемой сводке М. Хиро представил результаты своего критического изучения таксономии зонтичных мира.

Сем. *Umbelliferae* уже более 300 лет привлекает внимание ботаников. В 1970 и 1977 гг. было организовано два международных симпозиума по этому семейству и вполне можно было ожидать, что новая работа Хиро объединит достижения таксономистов, прилагавших усилия в выяснении многих сложных вопросов систематики зонтичных. Книга Хиро не имеет традиционного для монографий по зонтичным «Введения» с описанием истории исследования семейства. Общая характеристика сем. *Umbelliferae* дана на двух первых страницах и заканчивается сообщением о том, что эта естественная группа растений насчитывает около 220 родов с 3500 видами. Основную часть книги, как по объему, так и по значению, составляет таксономическая обработка («Taxonomic treatment»), занимающая 1880 страниц (с. 2—1882). Список литературы (с. 1883—1985) и индекс видов (с. 1986—2128) представляют заключительную часть книги. Иллюстрации в монографии размещены в 218 рисунках и таблицах, которые можно разделить на три основные группы. К первой группе относятся копии (ксерокопии) рисунков из книги M. Hiroe и L. Constance

(1958) «Зонтичные Японии», копии из статей Хиро по некоторым родам зонтичных (*Hydrocotyle*, *Sanicula*, *Osmorhiza*, *Daucus*, *Bupleurum*, *Glehnia*, *Heracleum*) и копии четырех картосхем распространения в Японии 5 видов сем. *Umbelliferae*: *Hydrocotyle ramiflora*, *Pleurospermum austriacum*, *Angelica anomala*, *A. pubescens*, *Peucedanum japonicum*. Вторая группа иллюстраций объединяет схематические рисунки общего вида (морфология)и поперечного среза (анатомия) плодов типовых видов (номенклатурных типов) 207 родов зонтичных (с. 55—66), которые размещены на 11 таблицах (Fig. 121—131). Фотографии гербарных экземпляров (Fig. 133—218) составляют третью группу иллюстраций.

Таксономическая обработка состоит из нескольких частей. Для определения родов составлено 8 ключей (с. 2—28), после которых приводится список типовых видов 207 родов (с. 38—54) с указанием для каждого вида места сбора, фамилии коллектора и номера рисунка плодов (от 1 до 207) на табл. 121—131. Отмечены также 14 родов, которые еще не исследованы автором. Отдельно описаны «структура цветка и формула плода», классификация вегетативных и репродуктивных органов, жизненных форм и использования растений (с. 67—71).

Несколько обособленно от таксономической обработки зонтичных в монографии представлены материалы по филогении растений. На таблице (Fig. 132) приведена диаграмма, показывающая возможную филогению и родство порядков (классов и семейств) семенных растений. Отмечено, что семейства и виды, относящиеся к этим порядкам, приведены в отдельной работе Hiroe (1970). Текст о генеалогическом древе семенных растений опубликован на японском языке. Для Азии приводится 12 семейств голосемянных, 10 семейств (6 порядков) сережчатых (*Amentaceos*), 216 семейств (92 порядка) двудольных и однодольных с указанием для каждого семейства числа азиатских родов и видов. За системой семенных растений следует описание на английском языке 53 морфологических индикаторов филогении. Краткая характеристика систем цветковых растений и морфологических индикаторов филогении опубликованы на японском языке. Филогенетическое отступление заканчивается текстом на японском языке с описанием (и сокращенными обозначениями) формулы цветка («Floral formula») и показом на таблице (Fig. 2) формул цветков 17 семейств.

Наибольшую часть «Таксономической обработки» занимают описания родов и видов зонтичных (с. 95—1882), которым предшествует список родов (с. 93—94), насчитывающий 209 номеров. Характеристика каждого рода включает его название и фамилию автора на латинском языке, название литературного источника с первоописанием, синонимы с цитациями, описание морфологических признаков на английском языке, название типового вида, ключ для определения видов, общие сведения о распространении. Для видов приведены название и фамилия автора на латинском языке, литературный источник с первоописанием, синонимы с цитациями, типовой экземпляр (место сбора, фамилия коллектора, место хранения), распространение, список просмотренных экземпляров. Всего в книге описано 1262 вида зонтичных, которые имеют номера в пределах каждого рода. Дана также (в скобках) общая нумерация 97 родов и 309 видов сем. *Umbelliferae*, произрастающих в Азии. Без номеров (отмечены звездочкой) и без описания Хиро приводит 276 видов, из которых 206 представляют «Hiroe, comb. nov.», 64 — «Hiroe, nom. comb. nov.» и 6 — с авторством других исследователей. Текстами на японском языке с описаниями японских видов, ключами для их определения и критическими заметками заканчиваются обзоры родов, имеющих виды, распространенные в Японии.

Роды зонтичных расположены в книге по порядку от *Asciadium* до *Eryngium*, но не приведена система семейства с подразделением его на подсемейства и трибы, а родов — на подроды и секции. Удивляет также скромный список Гербариев (всего 9 названий), из которых были использованы материалы для книги, претендующей по названию на сводку о зонтичных всего мира. Кроме 4 японских (AHU, TI, KYO, TNS), 3 американских (UC, US, GH) и Гербария о. Тайвань (TUF) Hiroe отметил лишь один расположенный в Евразии Гербарий Национального музея естественной истории в Париже (PC). В стремлении к широкому пониманию вида (sensu lato) Хиро нередко объединяет в один видовой таксон растения, отличающиеся морфологическими признаками, экологией, ареалами и жизненными формами (например, *Bupleurum ranunculoides* L. и *B. euphorbioides* Nakai, *Sanicula europaea* L. и *S. chinensis* Bunge, *Peucedanum elegans* Kom. и *Pterygopleurum neurophyllum* (Maxim.) Kitagawa, *Angelica anomala* Avé-Lall. и *A. amurensis* Schischk.). Ряд родов и видов, описанных из Евразии, занесенных в «Index Kewensis» и рассматриваемых во «Флорах», монографиях и отдельных статьях по сем. *Umbelliferae*, в сводке просто отсутствуют. На наш взгляд, Hiroe ошибочно поместил обособленный род *Phlojodicarpus* между близкими родами *Heracleum* и *Pastinaca*. Перечень ошибок, недоработок и положений, с которыми не согласен

автор рецензии, можно было бы продолжить, однако бо́льшая часть недоразумений, вероятно, объясняется тем, что автор сводки недостаточно полно и тщательно изучил гербарий зонтичных мира и литературу по этому семейству. В книге отсутствуют материалы двух международных симпозиумов по сем. *Umbelliferae*, состоявшихся в Англии (Ридинг, 1970 г.) и во Франции (Перпиньян, 1977 г.), не использованы также публикации ряда авторов, изучающих это семейство (Манденова, 1958; Kitagawa, 1960, 1968; Tamamschian, 1961; Пименов, 1968, 1975; Leute, 1969, 1970; Nasir, 1972; Alava, 1972; Shan, Li, 1974; Тихомиров и др., 1976).

Выше уже отмечалось, что в книге даны копии рисунков из монографии «*Umbelliferae* of Japan». В рецензируемую сводку перенесены также и номера этих иллюстраций, поэтому сплошная нумерация рисунков нарушается и на одной странице могут оказаться №№ 43 и 169, а за № 41 следовать № 188.

Для книги удачно использована тонкая бумага высокого качества. Это позволило в одном томе объединить более 2100 страниц текста, что очень удобно для работы с книгой как со справочником. Однако часто встречающиеся опечатки родовых и видовых названий, расхождения названий родов (№№ 66, 121, 173, 183) в списке (с. 93) и в обзоре вместе с замечаниями, отмеченными выше, явно снижают ценность большого труда, вложенного в создание сводки, и свидетельствуют о правомерности критического отношения (или даже недоверия) к обработкам ряда таксонов сем. *Umbelliferae*, выполненных автором книги.

ЛИТЕРАТУРА

М а н д е н о в а И. П. (1958). Материалы по систематике трибы *Pastinaceae*. Тр. Бот. инст. Тбилиси, 20. — П и м е н о в М. Г. (1968). Анализ распространения видов рода *Angelica* L., встречающихся на советском Дальнем Востоке. Бот. ж., 53, 7. — П и м е н о в М. Г. (1975). Ревизия рода *Pachypleurum* Ledeb. и описание нового рода *Dimorphosciadium* (*Umbelliferae—Apioideae*) из Средней Азии. Бюл. МОИП, отд. биол., 80, 3. — Т и х о м и р о в В. Н., К л ю й к о в Е. В., П и м е н о в М. Г. (1976). Ревизия рода *Aulacospermum* Ledeb. (*Umbelliferae—Apioideae*). I. Границы и система рода. Бюл. МОИП, отд. биол., 81, 4. — A l a v a R. (1972). A new genus of *Umbelliferae* (*Tordyliinae*) from Caucasia. Not. Roy. Bot. Gard. Edinb., 32, 2. — H i r o e M. (1958). *Umbelliferae* of Asia (excluding Japan). Kyoto. — H i r o e M. (1962). *Umbelliferae*. Studies in the flora of Thailand. Dansk Bot. Archiv, 20, 2. — H i r o e M. (1967). *Umbelliferae* of Thailand. II. Acta Phytotax. Geobot., 22. — H i r o e M. (1970). The plant of classical literature: classical taxonomy and Asiatic plants, 20—24. Kyoto. — H i r o e M. (1971). Orchid Flowers. Kyoto. — H i r o e M., C o n s t a n c e L. (1958). *Umbelliferae* of Japan. Berkeley and Los Angeles. — K i t a g a w a M. (1960). Synoptical review of *Umbelliferae* from Japan, Korea and Manchuria. Bul. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 5, 1 (46). — K i t a g a w a M. (1968). Notulae fractae ob floram Asiae orientalis (24). J. Jap. Bot., 43, 6. — L e u t e G.-H. (1969). Untersuchungen über den Verwandtschaftskreis der Gattung *Ligusticum* L. (*Umbelliferae*). I. Ann. Naturhistor. Mus. Wien, 73. — L e u t e G.-H. (1970). Untersuchungen über den Verwandtschaftskreis der Gattung *Ligusticum* L. (*Umbelliferae*). II. Ann. Naturhistor. Mus. Wien, 74. — N a s i r E. (1972). *Umbelliferae*. Flora of West Pakistan, 20. — S h a n R.-h., L i Y. (1974). On the Chinese species of *Bupleurum* L. Acta Phytotaxon. Sinica, 12, 3. — T a m a m s c h i a n S. G. (1961). Is *Saposhnikovia* a valid genus? Taxon, 10 (7).

П. Г. Горовой.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 19 V 1980.

УДК 019.941 : 002.01 : (631.552+634.0.268) (571.56)

К. Е. Кононов, П. А. Гоголева, Е. И. Бурцева. Сенокосы и пастбища Центральной Якутии. — Якутск, Якутское книжное издательство, 1979. 160 с. Ц. 45 коп. Т. 3000 экз.

YU. R. SHELYAG-SOSONKO, L. S. BALASHEV. *C. E. KONONOV, P. A. GOGOLYEVA, E. I. BURCEVA.* HAYLANDS AND PASTURES OF CENTRAL YAKUTIA. 1979.

Публикации последних лет показывают, что в Якутском государственном университете (ЯГУ) создан и активно работает коллектив геоботаников-луговедов. Следует отметить многолетнее и плодотворное сотрудничество этого коллектива с уфимскими геоботаниками. Об этом свидетельствуют вышедшие с интервалом в 2 года два солидных научных сборника —

«Теоретические и методические вопросы изучения лугов Центральной Якутии» (1976) и «Экология и ценология лугов Центральной Якутии» (1978) — и ряд других публикаций (Кононов, 1971, 1979; Кононов, Софронеева, 1974; Миркин, Кононов, 1979).

Рецензируемая книга является результатом многолетних исследований якутскими ботаниками лугов Центральной Якутии. Она представляет собой весьма распространенный тип небольших монографий, выпускаемых местными издательствами; в них дается характеристика природных, природоохранных и сельскохозяйственных объектов своего региона, они предназначены для широкого круга специалистов естественнонаучного профиля.

К сожалению, часто научный уровень и геоботаническая грамотность таких изданий оставляют желать лучшего. Рецензируемая книга сотрудников ЯГУ (ред. Б. М. Миркин) лишена подобных недостатков и представляет собой пример такого рода изданий, где строгая научность и глубина разработки вопросов сочетаются с практической целенаправленностью и общедоступным характером изложения.

Как явствует из «Введения», книга содержит итоги геоботанического обследования сенокосов и пастбищ ряда районов Центральной Якутии, а также результаты стационарных исследований, проводимых по заданию Министерства сельского хозяйства РСФСР лабораторией геоботаники ЯГУ под руководством К. Е. Кононова. Сбор и обработка материалов исследований осуществлялись в тесном сотрудничестве с уфимскими геоботаниками.

В первой главе «Экологические условия сенокосов и пастбищ Центральной Якутии», написанной Кононовым, приведены достаточно полные описания практически всех основных параметров климата и почв исследуемого района. Автор анализирует условия развития растительности в поймах, на аласах, представляющих специфичные и чисто якутские типы термокарстового ландшафта, и в мелких долинах. Особенно подробно Кононов рассматривает закономерности транспирации растений, фенологической ритмики, микроклимата. Глава заканчивается таблицей, которая характеризует различия топографии, географии, почв, гидротермического режима и растительности (типов угодий) трех основных типов местообитаний, к которым приурочены луга: 1) сухого с избытком тепла, 2) нормально увлажненного с оптимальным тепловым режимом и 3) избыточно увлажненного с недостатком тепла. Подобного рода всесторонняя характеристика типов земель (в понимании Л. Г. Раменского), как представляется рецензентам, ранее никем из геоботаников не приводилась. Следует приветствовать и саму форму таблиц, где все показатели легко сравнимы.

Во второй главе «Основные растения сенокосов и пастбищ Центральной Якутии», написанной П. А. Гоголевой, приводятся сведения о видовом составе травянистых растений Якутии и дается характеристика основных хозяйственно-важных представителей флоры лугов. Приведены описания 28 видов злаковых, 14 — бобовых, 6 — осоковых и 6 — разнотравья. Отмечены ядовитые и подозреваемые на ядовитость растения среди этих групп и отдельно описаны 4 вида наиболее опасных ядовитых растений. В характеристике каждого вида приводятся данные об их биологических, фитоценотических и хозяйственных особенностях, а также о распространении на лугах Якутии. При составлении описаний использованы в основном литературные данные и результаты личных наблюдений автора по Якутии. Эта сводка составлена вполне квалифицированно, описания сопровождаются удовлетворительными рисунками.

Третья глава книги «Характеристика сенокосов и пастбищ Центральной Якутии» (авторы Кононов и Гоголева) невелика по объему, но является особо важной для данной работы. В ней авторы, опираясь на принципы хозяйственной типологии на основе эколого-индикаторных критериев (Миркин и др., 1977), дают свою принципиально новую схему типологии кормовых угодий, которая, как нам представляется, является удачной, так как сочетает компактность и последовательный экологизм. Авторы пишут: «Состав доминантов (т. е. видов высокого обилия) в типе всегда более или менее определенный, но не всегда постоянный, он может меняться под влиянием погодных условий, режима использования, экологических особенностей участка и т. д. При выделении типов мы старались называть их по тем видам, которые в любых погодных условиях чаще, чем другие, являются устойчивыми доминантами, при этом, однако, доминирование их не обязательно — признаками различия типов являются индикаторные группы видов вне связи с их обилием» (с. 109—110). Таким образом, авторы смогли, не игнорируя доминанты как наиболее хозяйственно-важную часть травостоя, отойти от традиционного, чисто доминантного выделения типов лугов, которое ведет к появлению слишком большого числа единиц, что неудобно для производства.

Авторы справедливо отмечают, что выделению типов по этому методу способствует ограниченное число индикаторных видов (в Центральной Якутии их, например, не более 50). В работе отстаивается мысль о нецелесообразности разбиения единой типологии на типологии

для разных типов ландшафта. Учитывая то, что созданию единой типологии из укрупненных хозяйственных типов предшествовал анализ более дробной естественной классификации сенокосов и пастбищ всех типов ландшафтов, с этим можно согласиться.

Якутские геоботаники сгруппировали типы в классы по увлажнению. Быть может, если быть последовательными, то нужно было бы показать связь этих типов с классификацией, разработанной Всесоюзным научно-исследовательским институтом кормов, так как они не противоречат высшим единицам этой системы — группам типов и классам. Это бы еще больше упростило задачу использования данной типологии практиками луговодами.

Геоботаники Якутии установили 11 типов. Это: тырсово-типчаковый, типчаковый, тонконогово-осочковый, (осочка твердоватая), ячменевый сухой, ячменевый (ячмень короткоостистый), пырейный, пырейный солончаковый, бескильницевый, лисохвостный (лисохвост вздутый), осоково-вейниковый (вейник Лангсдорфа) и бекманиево-манниковый (манник трехцветковый). Они имеют текстовое описание, но, кроме того, их наиболее существенные признаки показаны в таблицах. В работе отсутствуют фитоценотические таблицы, за включение которых в геоботанические работы всегда ратует редактор монографии Миркин. Положение несколько улучшают таблицы диагностических видов, которые целиком отвечают целям этого издания. В табл. 22 приведены их распространение по типам ландшафтов (пойменный, аласный, мелкодолинный) и административным районам. В табл. 24 указаны диагностические виды для различения классов, а в табл. 26, 27 и 28 —типов угодий. Табл. 25 включает (с дифференциацией на ландшафтные варианты — пойменные, аласные, мелкодолинные) характеристику хозяйственных типов по колебаниям урожайности, агроботаническому составу с указанием на оптимальный способ использования.

Четвертая глава «Улучшение и рациональное использование сенокосных угодий Центральной Якутии» (автор Кононов) содержит описание опыта применения орошения, удобрения, коренного улучшения и расчистки древесных и кустарниковых растений. Автор обращает внимание на специфику условий Якутии, где повсеместно распространена вечная мерзлота и возможны нежелательные экологические последствия, связанные с изменением гидротермического режима при распахивании осочковых кочкарников и увеличении поглощения тепла почвой: почвы избыточно увлажненные становятся недостаточно увлажненными и требующими орошения.

Следовало бы все же осторожнее пропагандировать применение химических средств для борьбы с кустарниковой растительностью (с. 133—134). Безвредность доз бутилового эфира 2,4-Д для животных, птиц и рыб не доказывает природоохранной допустимости применения этих средств, поскольку пестицидам свойственно накапливаться в почве и воде, где их концентрация может повыситься до опасных размеров.

Последняя, пятая глава «Пастбища» (автор Е. И. Бурцева) написана интересно, но названа неудачно, так как посвящена в основном современному состоянию пастбищ Центральной Якутии, вопросам пастбищной дигрессии и рационального использования. Главу можно было бы назвать так: «Некоторые вопросы использования пастбищ в Центральной Якутии». Кроме того, при общей характеристике пастбищ (с. 135) автор допускает подмену одних понятий другими. Так, указав на преимущества пастбищного содержания скота, он в подтверждение этого говорит о питательности пастбищной травы по сравнению с сеном, о преимуществах естественных пастбищ перед сеяными и т. д., т. е. о вопросах, не относящихся к пастбищному содержанию, которое следовало бы сравнить лишь со стойловым содержанием.

Некоторая непоследовательность допущена и при описании стадий пастбищной дигрессии. Вначале, при перечислении среди трех категорий названы «удовлетворительные», а далее при описании фигурирует название «средние пастбища» (с. 141—142).

В книге имеется список русских, латинских и якутских названий упомянутых в тексте растений (176 видов).

Полиграфическое оформление и уровень редактирования книги — на достаточно хорошем уровне, хотя и не без недостатков, однако частные недостатки не умаляют достоинств этой книги, интересной и в равной мере нужной и в теоретическом, и практическом плане.

Практическая значимость и актуальность книги особо проявляются в свете Постановления ЦК КПСС и Совета Министров СССР от 29 марта 1980 г. «О дополнительных мерах по увеличению производства грубых и сочных кормов в 1980 году и повышению их качества» и решений XXVI съезда КПСС.

ЛИТЕРАТУРА

Кононов К. Е. (1971). Пойменные луга Средней Лены. Якутск. кн. изд. — Кононов К. Е. (1979). Сезонная динамика луговых сообществ поймы Средней Лены. Бот. ж., 64, 11. — Кононов К. Е., Софронеева Т. П. (1974). Опыт построения классификации пойменных лугов и степей р. Лены с использованием «блок-метода». В кн.: Количественные методы анализа растительности. Уфа, Изд. БФАН СССР. — Миркин Б. М., Габбасов К. К., Попова М. В. (1977). Типология сенокосов и пастбищ и краткие рекомендации улучшения и использования в разрезе типов. Препринт, Уфа, Баш. гос. унив. — Миркин Б. М., Кононов К. Е. (1979). (Рец.) *А. В. Куминова* (ред.) Растительный покров Хакасии. 1976. *А. В. Куминова* (ред.) Геоботанические исследования Западной и Средней Сибири. 1978., Бот. ж., 64, 11. — Теоретические и методические вопросы изучения лугов Центральной Якутии (1976). Ред. Б. М. Миркин. Якутск, Изд. ЯГУ. — Экология и ценология лугов Центральной Якутии. (1978). Ред. Б. М. Миркин. Якутск, Изд. ЯГУ

Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Л. С. Балашев.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР, Киев.

Получено 9 VI 1980.

УДК 019.941:002.01:502.7(477) (476) (478.9)

Охрана важнейших ботанических объектов Украины, Белоруссии, Молдавии. Отв. ред. К. М. Сытник. Киев. Наукова думка, 1980. 390 с. Ц. 6 р. 40 к. Т. 1900.

B. M. MIRKIN. (*A. REVIEW*). PROTECTION OF THE MOST IMPORTANT BOTANICAL OBJECTS OF THE UCRAINA, BELORUSSIA AND MOLDAVIA. 1980

Деятельность союзных Академий наук приносит республикам, в которых они функционируют, огромную пользу приближенностью решаемых задач к потребностям народного хозяйства. Однако бесспорные плюсы такой автономизации академических учреждений, которые уже доказаны временем, нередко сопровождаются и минусами, особенно при исследованиях природоведческой направленности. Административные границы регионов не совпадают с природными рубежами и, искусственно вырывая какую-то часть территории, очерченную этими границами, исследователь может проиграть от отсутствия сравнений изучаемой территории со смежными, принадлежащими соседней республике областями. Такая «ведомственность» в особенности опасна в деле охраны природы, так как охраняемый объект от административной разобщенности не перестает быть целым явлением. По этой причине можно только приветствовать деятельность Института ботаники АН УССР, возглавляемого академиком АН УССР К. М. Сытником, и его отдела геоботаники и палеоботаники во главе с членом-корреспондентом АН УССР Ю. Р. Шеляг-Сосонко, которые координировали для создания рецензируемого издания усилия специалистов трех республик. Самое ценное в этой книге то, что, несмотря на участие в авторском коллективе более чем тридцати ученых из различных научных учреждений, она отличается цельностью содержания и однотипностью структуры.

Рецензируемая книга имеет следующую структуру. После «Предисловия» (формулирование задачи, характеристика авторского коллектива) следует ряд глав и разделов, посвященных общим аспектам охраны природы. В них авторский коллектив излагает свое теоретико-методическое кредо. Далее следуют три симметричные части книги, посвященные растительному покрову, антропогенным изменениям и истории охраны растительности трех республик. Это основная часть книги, где охарактеризованы все охраняемые объекты. Книгу завершает сравнительно небольшая (около 40 стр.) часть об охране редких и исчезающих видов растений, причем такой лаконизм при характеристике вопросов охраны флоры понятен: Украина и Молдавия уже издали свои «Красные книги», а в Белоруссии работа над таким изданием завершается.

Общая часть книги открывается главой «Охрана биосферы как научная отрасль, ее структура и задачи», которая отличается масштабностью постановки проблемы. Авторы (К. М. Сытник, С. М. Стойко) рассматривают три этапа развития дела охраны природы: поресурсный, территориальный и экологический. Комплекс знаний по охране природы на третьем этапе предложено назвать геосозологией с подразделением ее на ряд более частных наук (экосозология, фитосозология, зоосозология, педосозология и т. д.). Особенности теоретической платформы фитосозологов рассматриваются далее в главе «Экологические основы охраны растительного мира». В основу теории охраны природы положены общеэкологические концепции стабильности биосферы и необходимости ее поддержания в первую очередь за счет сохранения автотрофного блока — растительности планеты. Обоснована необходимость консолидации усилий ботаников трех республик для разработки общей системы охраны растительности: территория имеет ботанико-географическое родство, поэтому общими должны быть

принципы охраны специфических экстразональных ландшафтов, подобных горам (Крым, Карпаты, Кодры) или речным долинам (Днепр, Десна, Припять, Днестр, Прут).

Глава «Научные основы заповедного дела» (С. М. Стойко) представляет собой теоретическую разработку, включающую исторический очерк организации заповедных территорий (со времен индийского правителя Ашоки, III в. до н. э.), характеристику современных задач, решаемых заповедниками, принципы их организации (эволюционный, исторический, зонально-географический, экологический, научно-исследовательский, хозяйственный, социальный) и функциональную классификацию заповедных объектов живой природы.

«Функциональная классификация» правомочна по своей природе, однако введение в нее иерархии, напоминающей систематику растений или животных (отделы, классы, порядки, типы), все же вряд ли оправдано, так как можно было бы вполне обойтись и без этих, мало что добавляющих к пониманию принципов классификации терминологических атрибутов. Однако сама по себе идея и полнота охвата охраняемых объектов не могут не получить одобрения и высказанное возражение носит, разумеется, дискуссионный характер.

В главе «Современная структура природно-заповедного фонда Украины, Белоруссии, Молдавии и перспективы его развития» (А. К. Ющенко, В. И. Парфенов, Л. П. Николаева) показан тот несомненный прогресс, который имеет место в деле охраны природы республик. Общее количество охраняемых объектов приближается к 1000 (включая памятники природы республиканского значения и парки — памятники садово-паркового искусства). Эти объекты отображают все природные зоны республик и, таким образом, являются системой эталонов для мониторинга изменений в растительности, которые уже происходят и будут происходить в будущем.

В рецензии совершенно нет возможности останавливаться на оценке описания отдельных природоохраняемых объектов, часть из которых вообще получила полное описание впервые (например, Полесский заповедник или заповедник «Мыс Мартьян», большинство заказников и памятников природы). Отметим лишь в целом очень высокий научный уровень приводимых очерков. По существу каждый заповедник получил в этом издании монографическую характеристику растительности и среды, включая и подробный исторический очерк с полной библиографией всех выполненных ранее исследований.

Для примера рассмотрим один из лучших образцов описания заповедников — характеристику Ялтинского горно-лесного государственного заповедника (авторы Ю. Р. Шеляг-Сосонко и Я. П. Дидух). Раздел открывается исторической справкой о времени создания заповедника (1973 г.) и географической привязки территории. Далее следуют общая характеристика ландшафтов и растительности заповедника (указывается основная закономерность вертикальной поясности, — смена лесов при подъеме в горы луговыми степями яйлы), исторический обзор — перечень исследователей и их публикаций, начиная от работ Е. В. Вульфа в 20-х годах и заканчивая исследованиями самих авторов раздела, которые датируются второй половиной 70-х годов. Завершив вводную часть очерка, авторы приступают к достаточно детальной характеристике климата с показом его дифференциации в колонке вертикальной поясности, геолого-геоморфологического строения и почвенного покрова.

Все эти сведения заняли немногим более одной страницы. Еще одну страницу авторы затратили на содержательный обзор флоры с указанием общего числа видов (1367) и особым акцентом на эндемизм флоры заповедника (южные и северные эндемики, эндемики вследствие апомиксиса). Остальная часть статьи (11 стр.) посвящена характеристике растительности, в основу которой положен очень информативный схематический профиль, иллюстрирующий высотно-поясные смены. Показано влияние на этот ряд условий мезорельефа, формирующих специфичные западинные типы сообществ на разной высоте. Кроме профиля как иллюстрации приведены три черно-белых и четыре цветных фотографии — панорама заповедника, лес из дуба пушистого, лес из сосны крымской и сообщество яйлы из осоки низкой и полукустарничков и др. Текстовая характеристика растительности опирается на двенадцать типов, помещенных на профиле, что облегчает восприятие читателем закономерностей растительности заповедника.

Аналогичная монографичность проявилась и при характеристике других заповедников Украины: Карпатского (Л. И. Милкина, С. М. Стойко, А. А. Тасенкевич), Полесского (Л. С. Балашов), Каневского (В. М. Любченко, Н. П. Яценко), «Мыс Мартьян» (Е. Ф. Молчанов), Украинского степного (В. В. Осычнюк, В. С. Ткаченко), Луганского, «Аскания-Нова» и Черноморского (В. С. Ткаченко); Белоруссии: Березинского (А. В. Бойко, Е. А. Сидорович, И. В. Лознухо), заповедно-охотничьего хозяйства «Беловежская пуща» (В. С. Гельтман), ландшафтно-гидрологического Припятского (А. В. Бойко, Е. А. Сидорович, И. В. Лознухо); Молдавии: «Кодры» (А. И. Ткаченко). Прочие охраняемые объекты (заказники и памятники природы) охарактеризованы сравнительно кратко, так как их полная характеристика заставила бы издать многотомный труд. Однако и в этом случае подкупает «ботаничность» приводимых характеристик, умение авторов несколькими абзацами выразить самую сокровенную ботанико-географическую и фитоценотическую суть охраняемой территории, сделавшую ее предметом охраны государства.

Для Украины как самой большой и наиболее разнообразной по природным условиям республики характеристика заказников и памятников природы дана по эколого-географическим группам, число которых равно девяти. Отдельно рассмотрены лесные охраняемые объекты Полесья (Ю. Р. Шеляг-Сосонко), Карпат и Прикарпатья (С. М. Стойко, Л. И. Милкина, А. А. Тасенкевич, Н. П. Жижин), Подольской возвышенности (Ю. Р. Шеляг-Сосонко, С. В. Зелинка), Приднепровской возвышенности (Ю. Р. Шеляг-Сосонко, В. В. Курсон), Полтавской равнины и Среднерусской возвышенности и Донецкого кряжа (Ю. Р. Шеляг-Сосонко), Горного Крыма (Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Я. П. Дидух, Г. С. Куковица), степные заказники и памятники природы (Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Г. С. Куковица, С. В. Зелинка),

болотные заказники и памятники природы (Т. Л. Андриенко). Для Белоруссии сравнительная выравненность природных условий позволила дать характеристику таких объектов всего одной главой (В. И. Парфенов, Г. Ф. Рыковский, Г. В. Вынаев), а в Молдавии объекты охраны подразделены на лесные и степные (Л. П. Николаева, Т. С. Гейдеман).

Особый интерес представляет глава, посвященная охране болот, так как сегодня, к счастью, миновало время сплошного их осушения и стала очевидной та огромная роль, которую играют болота в поддержании гидрологического баланса, являющегося первостепенным звеном цепи сохранения природного равновесия. Т. Л. Андриенко дала очень полный и содержательный обзор заповедных болот, которые сохранят для потомков черты этого резко сократившего свою площадь типа растительности.

Система заповедников и памятников природы, как отмечалось, охватывает практически все зональные и провинциальные варианты растительности территории трех республик. Описанием охраняемых объектов авторы по существу дали ботанико-географическую картину коренной, а отчасти и вторичной растительности этой территории.

Часть книги, посвященная охране флоры, открывается небольшой общей теоретической главой «Некоторые теоретические и методологические аспекты охраны растений» (В. И. Чопик), где кратко излагается история охраны отдельных видов растений. Уточняются понятия о редких и исчезающих видах и эндемиках, обсуждается термин «аутофитосозология» для обозначения науки по охране отдельных видов. (Впрочем думается, что термин этот в силу «трехэтажности» вряд ли приживется). Охрану редких видов путем их интродукции в ботанические сады автор считает палиативом. Он ставит вопрос о необходимости мероприятий по охране флоры в заповедниках и заказниках, где, естественно, эти вопросы решаются как единая комплексная система с охраной растительности.

При характеристике охраняемых видов авторы (В. И. Чопик, В. И. Парфенов, Н. В. Козловская, Р. Ю. Блажевич, Т. С. Гейдеман, Л. П. Николаева), видимо, не желая сковывать себя административными границами республик, впали даже в некоторую крайность. В книгу включены небольшие разделы, посвященные редким видам, общим для Украины и Белоруссии, Украины и Молдавии, что не имело смысла. Проще даже было бы повторить это небольшое число видов два или даже три раза, сделав соответствующие ссылки. Принятый авторами порядок изложения ведет к тому, что интересующийся охраной редких видов во флоре Украины должен будет пролистать книгу четыре раза: вначале искать нет ли интересующего его вида в числе редких только для Украины, потом в числе видов, общих для Белоруссии и Украины, Молдавии и Украины и, наконец, общих для всех трех республик.

И в заключение — слова благодарности оформителям книги (художник И. В. Козий, художественный редактор Р. И. Калыш), которые проявили в этом издании безукоризненный художественный вкус. В книге много выразительных цветных и черно-белых фотографий ботанических объектов и целых ландшафтов, которые дополняют текстовую характеристику и позволяют читателю как бы побывать в красивейших уголках Украины, Белоруссии и Молдавии. Необычно выглядит и суперобложка, у которой «задействована» не только внешняя сторона, содержащая аннотации о характере природы республик, природно-заповедном фонде, проблеме охраны природы и шесть красочных цветных фотографий ландшафтов и растений, но и внутренняя. На ней приведены изображения еще двадцати видов охраняемых растений, которые перемежаются с выписками из «Закона об охране природы», из Конституции СССР, Постановления ЦК КПСС и Совета Министров СССР и высказываниями ученых, писателей и общественных деятелей, каждое из которых может стать девизом защиты биосферы.

Вот некоторые из них: «У человека вполне достаточно объективных причин, чтобы стремиться к сохранению дикой природы, но в конечном счете природу может спасти только его любовь» (Ж. Дорет); «Помни праотцев — заповедного не тронь!» (В. Даль); «Общение с природой прибавляет силы, очищает душу, наполняет сердце» (Е. Лавренко). Пожалуй, последнее высказывание, принадлежащее выдающемуся советскому ботанику, наиболее созвучно книге. Авторы ее своим трудом прибавили силы в борьбе за родную природу тысячам специалистов, в той или иной мере связанным с вопросами природопользования, и миллионам любителей природы.

Б. М. Миркин.

Институт биологии
Башкирского филиала АН СССР,
Уфа.

Получено 4 I 1981.

УДК 019.941.002 01:581.4(084.4)

Ал. А. Федоров, З. Т. Артюшенко. Атлас по описательной морфологии растений. IV вып. Соцветие. — Л., Наука, 1979. 295 с. Ц. 4 р. 80 к.

N. P. SOKOLOVA, R. A. MASTINSKAYA. *AL. A. FEDOROV, Z. T. ARTYUSHENKO.* ATLAS ON THE DESCRIPTIVE MORPHOLOGY OF HIGHER PLANTS. IV. INFLORESCENCE. 1979.

В 1979 г. вышел в свет IV вып. «Атласа по описательной морфологии высших растений» («Соцветие») Ал. А. Федорова, З. Т. Артюшенко. Как и предыдущие выпуски «Лист», «Стебель и корень», «Цветок» (1956—1979), он рассчитан на широкий круг ботаников, растениеводов, преподавателей вузов, школ и студентов.

В отечественной литературе последних лет этот выпуск представляет собой наиболее полную сводку по морфологии соцветий, в котором авторы достаточно подробно изложили принципы структурной организации каждого типа соцветий (раздел «Органография соцветия»), а также предприняли попытку осветить вопросы происхождения и эволюции соцветий. Большое внимание уделено в настоящем выпуске биологическим особенностям соцветий, и надо отметить, что тенденция увеличения внимания к биологии рассматриваемого органа вполне оправдана. Здесь достаточно подробно излагаются сведения о продолжительности жизни соцветий, о наиболее существенных приспособлениях соцветия в целом и цветка в отдельности к процессу опыления, о способности соцветий к движению и об использовании соцветий человеком.

Как и предыдущие, настоящий выпуск богато иллюстрирован: в нем представлены 184 таблицы (в том числе 8 цветных) оригинальных фотографий и 45 черно-белых и цветных схем, выполненных авторами. Иллюстративный материал четко увязан с текстом и существенно его дополняет. Следует подчеркнуть, что несомненным достоинством фотографий является их высокое профессиональное исполнение и оригинальность избранных объектов, которые, как правило, не повторяют известных, давно и широко используемых иллюстраций учебно-методической литературы и отражают объекты не только отечественной флоры. Приведение примеров соцветий растений тропической зоны представляется особенно полезным и нужным в настоящее время, так как в вузах и техникумах СССР контингент иностранных учащихся неуклонно возрастает, а в нашей учебной литературе растениям тропиков до сих пор не уделялось должного внимания.

В тексте разделов «Общая характеристика соцветий» и «Органография соцветия» авторы широко использовали современные отечественные и зарубежные источники, в том числе и не переведенные у нас такие фундаментальные, как труд W. Troll «Infloreszenzen» (B. 1, 2. Jena, 1964, 1969). Очень удобно, что в тексте приводятся не только ссылки на источники, но в ряде случаев имеется и их краткая аннотация.

В описаниях соцветий авторы достаточно полно используют существующие понятия и принятые термины для определения типов соцветий и составляющих их элементов, подробно расшифровывают значения понятий, объясняют целесообразность их введения, замены или исключения.

Таким образом, с выходом в свет труда «Соцветие» ботаники получили очередную обстоятельную сводку из серии выпусков по описательной морфологии, публикуемых регулярно Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР.

Вполне понятно, что каждый выпуск отражает лишь современное состояние знаний о том или ином органе растений и не может дать исчерпывающие ответы на не решенные пока вопросы. В то же время достаточно сжатое изложение всех сведений о соцветии представляется весьма полезным, так как позволяет судить о степени изученности объекта и намечает пути необходимых и возможных дальнейших исследований.

Выражая надежду, что серия выпусков будет продолжена и дальше, хотелось бы обратить внимание авторов на некоторые теоретические вопросы текста и иллюстрации. Так, например, изложение воззрений на возможное направление хода эволюции того или иного органа и роли редукции в этом процессе желательно видеть в более полемическом плане.

Следует отметить стремление авторов критически использовать терминологию W. Troll применительно к классификации соцветий, предложенной авторами «Атласа». Однако в некоторых случаях объяснения типов соцветий не совсем удачны. Так, структура зонтика, который «по разветвленности оси соцветия» может быть многоярусным и двуярусным (с. 57), иллюстрируется соцветиями первоцвета мягкого и первоцвета японского (табл. 171, *2*; табл. 172, *1*), где ярусность обусловлена не ветвлением оси соцветия, а вытягиванием междоузлий по ее длине без дополнительного ветвления. В качестве примера малоцветковых соцветий (с. 15) приводятся корзинки видов полыни (заметим, что корзинки полыни — парциальные соцветия), которые сравниваются с многоцветковыми соцветиями злаков, рогоза и других растений, причем соцветия последних берутся целиком.

Желательно в следующих выпусках было бы видеть больше цветных фотографий; для удобства пользования таблицами поясняющий текст (хотя бы название растения) размещать непосредственно под фотографиями или внизу листа таблицы.

Как и все предыдущие, последний выпуск «Соцветие» разошелся в очень короткие сроки и далеко не удовлетворил потребности специалистов в этой книге. По-видимому, тираж таких полезных и нужных изданий (тем более что их переиздание обычно осуществляется через длительные интервалы) должен быть значительно большим. В таких выпусках, выполняющих роль современных сводок, нуждаются не только ныне работающие, но и будущие специалисты, которые в настоящее время являются студентами и стремятся приобрести подобные издания для использования в своей дальнейшей производственной деятельности.

Н. П. Соколова, Р. А. Мастинская.

Московская сельскохозяйственная академия имени К. А. Тимирязева,
Новосибирский государственный педагогический институт.

Получено 23 II 1981.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

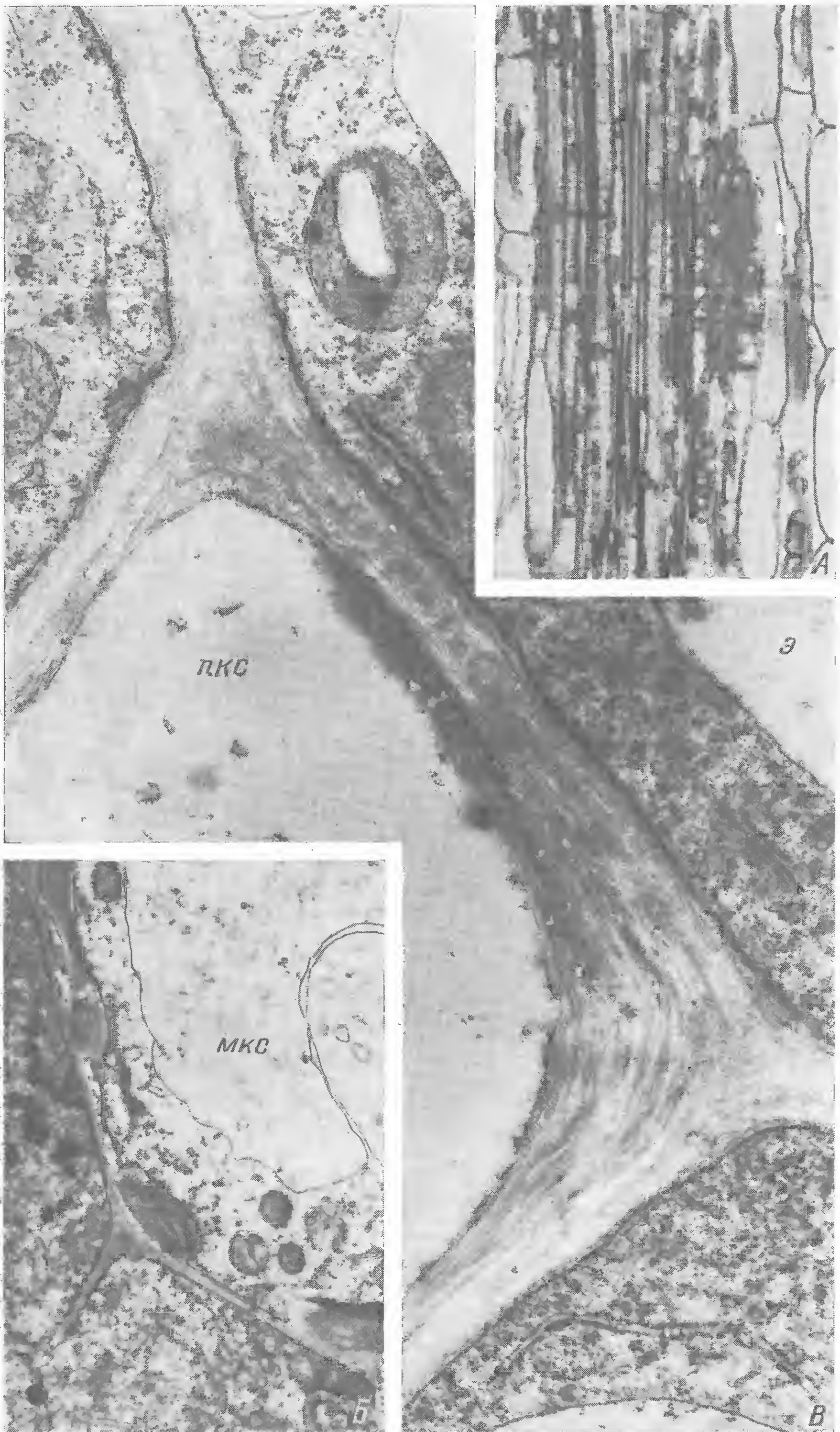


Рис. 2. Специализированные клетки материнского корня *Hordeum vulgare* в зоне закладки боковых корней.

А — зачаток бокового корня на стадии первых делений, ×400; *Б* — сосуд метаксилемы и клетки ксилемной паренхимы, ×6200; *В* — протоксилемный элемент, эндодерма, перицикл, ×22 000. Обозначения те же, что на рис. 1.

К с. 142

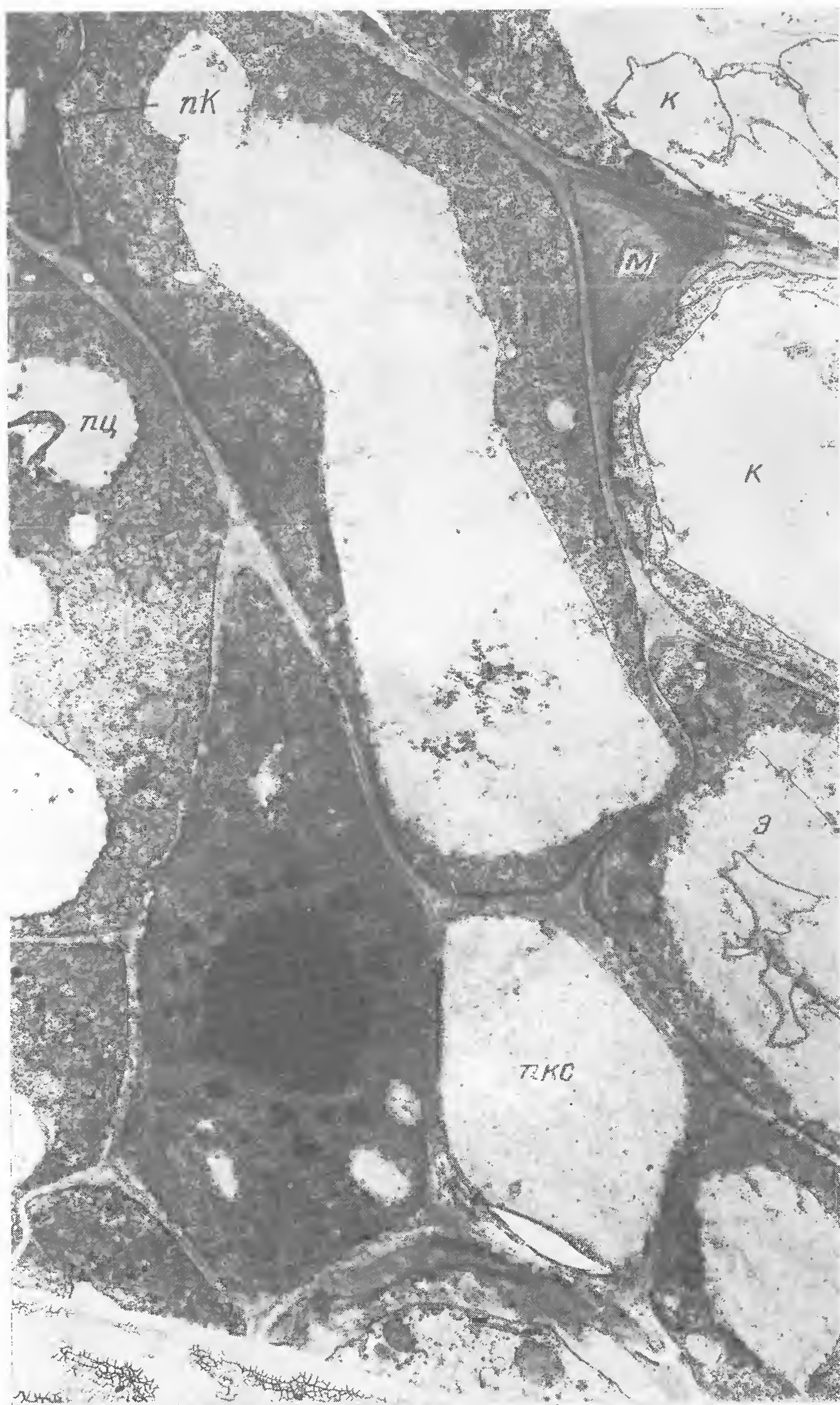


Рис. 3. Фрагмент зачатка бокового корня *Hordeum vulgare*: клетки перицикла и эндодермы, ×62 000.

м — межклетники; остальные обозначения те же, что на рис. 1.

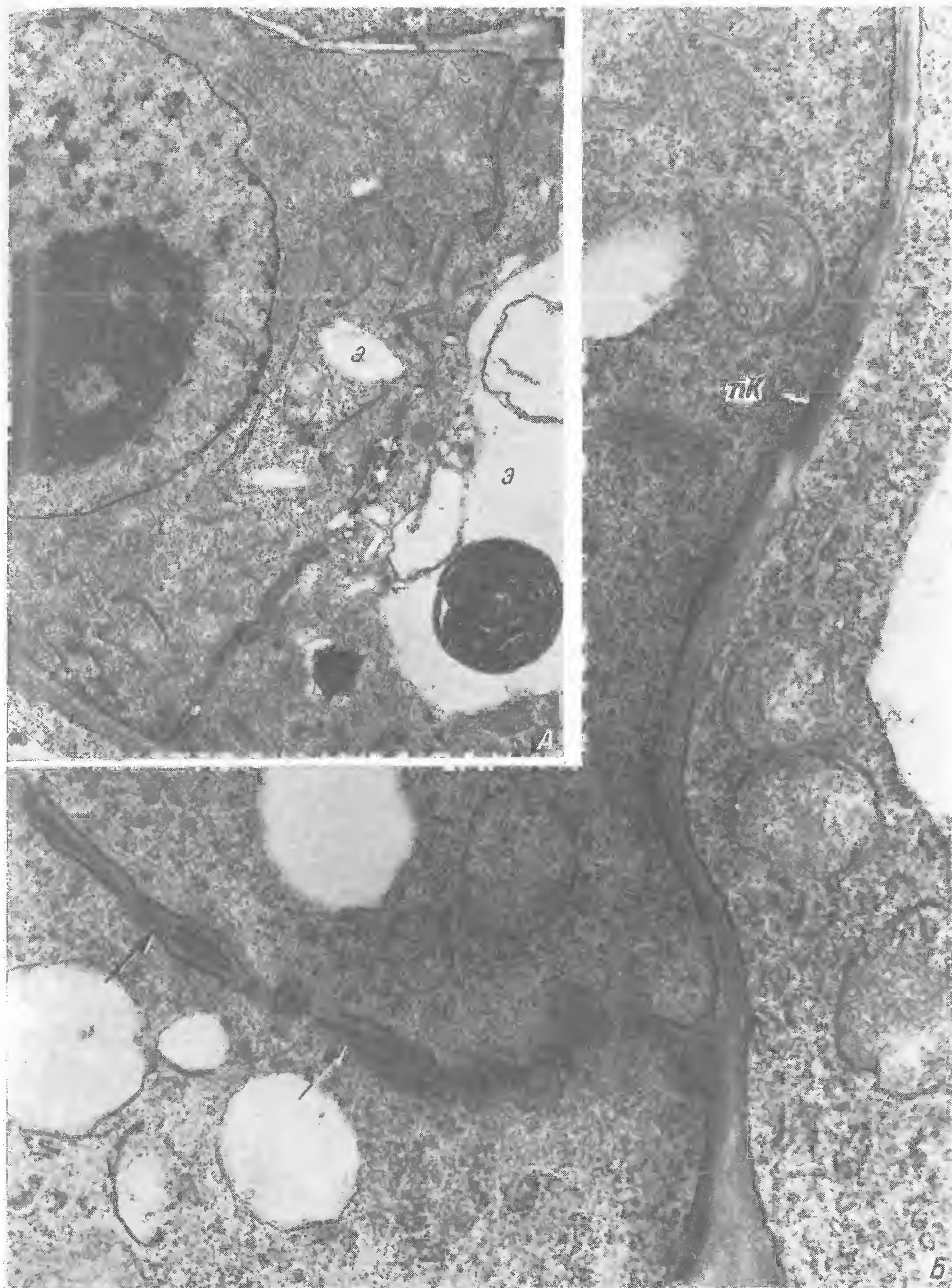


Рис. 4. Деления клеток эндодермы, принимающих участие в формировании зачатка бокового корня у *Hordeum vulgare*.

А — деление антиклинальной перегородкой, ×62 000; *Б* — деление косой перегородкой (*стрелка*), ×22 000. Обозначения те же, что на рис. 1.

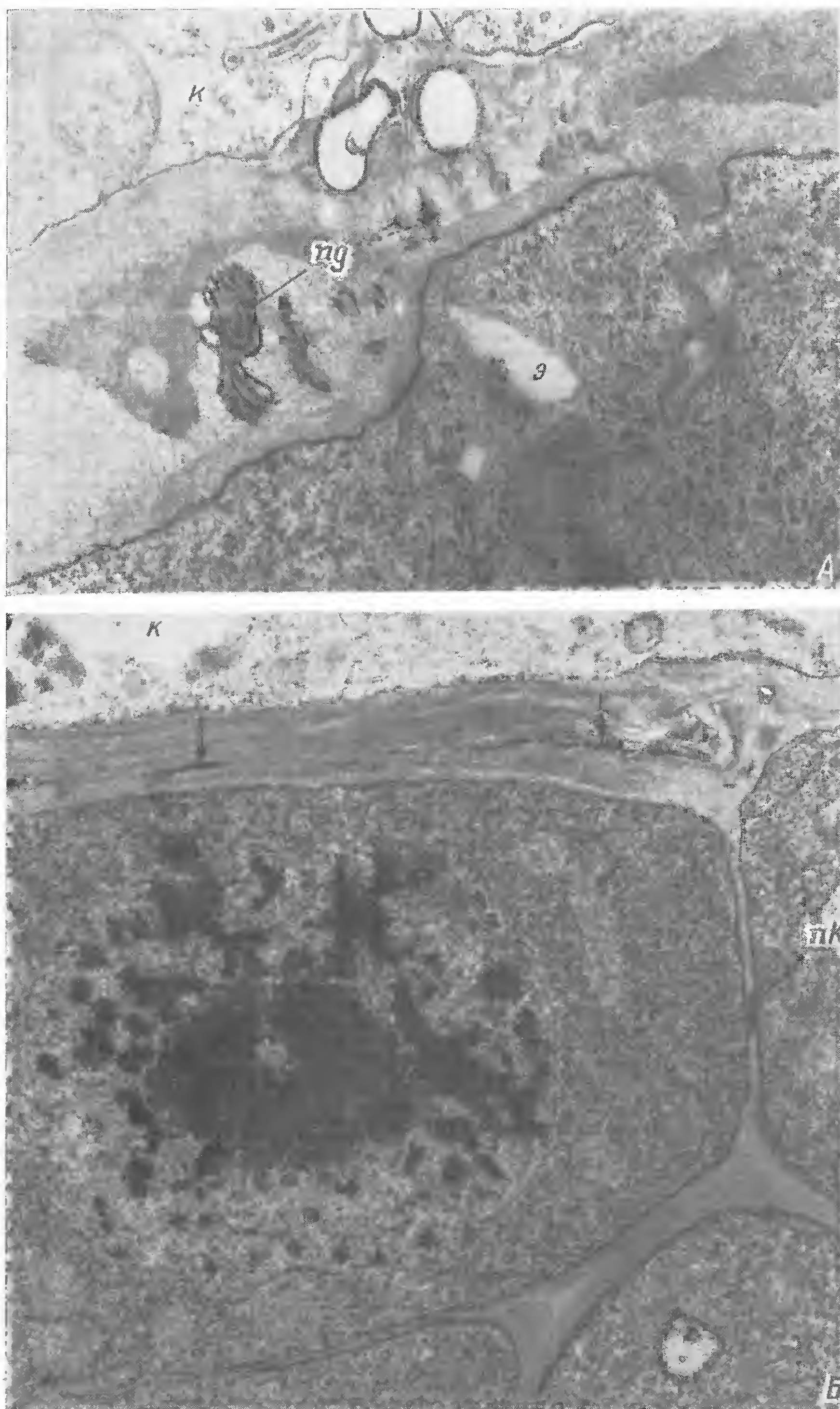


Рис. 5. Деструктивные изменения в пограничных слоях первичной коры на ранних стадиях развития зачатка бокового корня у *Hordeum vulgare*.

А — разрушение срединной пластинки и разрыв плазмодесм между клетками первичной коры и эндодермы, ×32 000; *Б* — деструкция клеток первичной коры на границе с эндодермой (*стрелки*), ×6200. *пд* — плазмодесмы. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

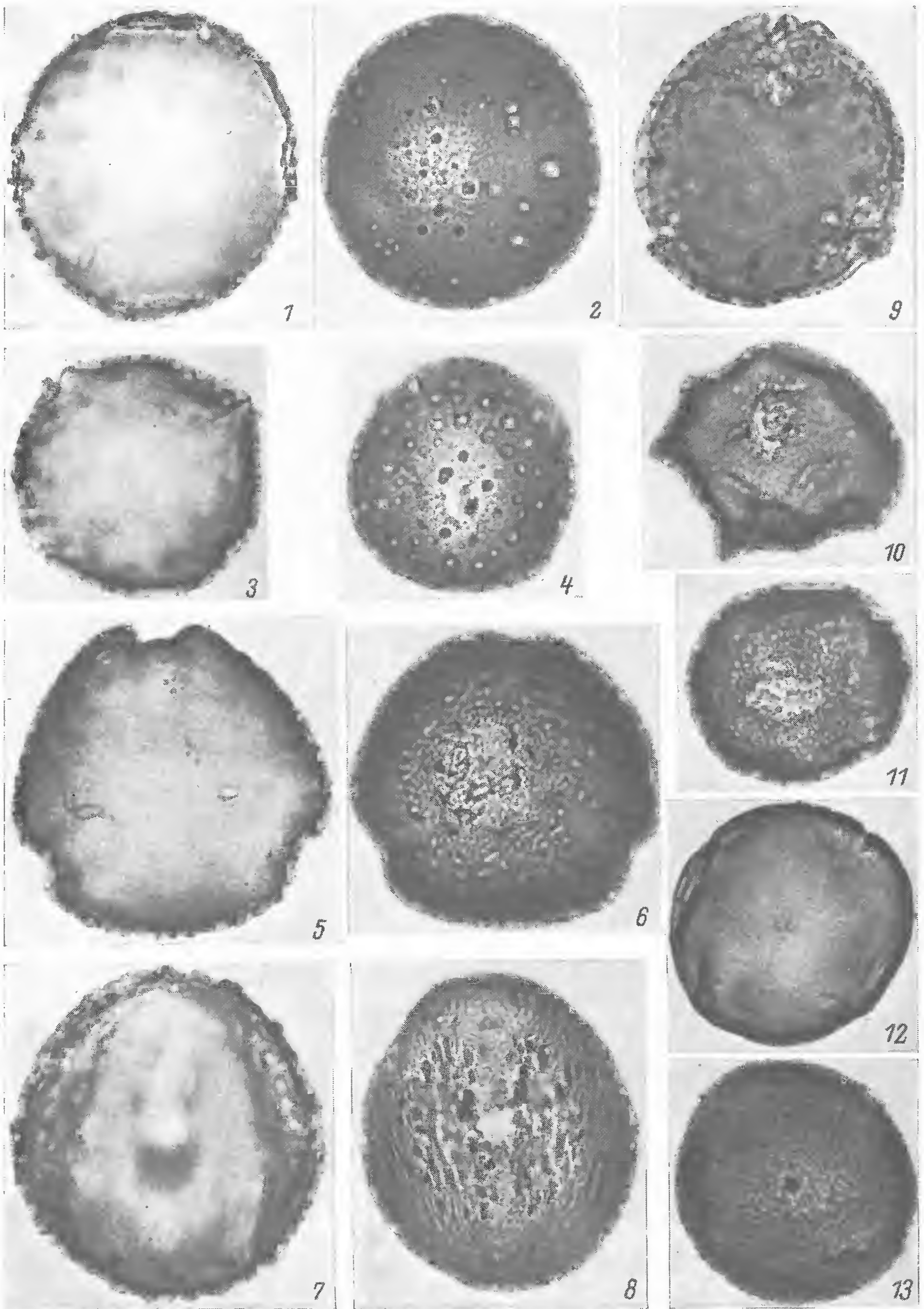


Рис. 1. Микрофотографии пыльцевых зерен родов *Whitleya*, *Atropanthe*, *Scopolia*, выполненные на световом микроскопе (×900).

1, *2* — *Whitleya tangutica*; *3*, *4* — *W. stramonifolia*; *5—8* — *Atropanthe sinensis*; *9—13* — *Scopolia carniolica*. *1*, *3*, *5*, *7*, *9*, *12* — оптический разрез; *2*, *4*, *8*, *10*, *11* — строение апертур; *6*, *13* — скульптура. Пыльцевые зерна обработаны: *1—8*, *11—13* — H_2SO_4; *9*, *10* — ацетолизным методом.

К с. 151

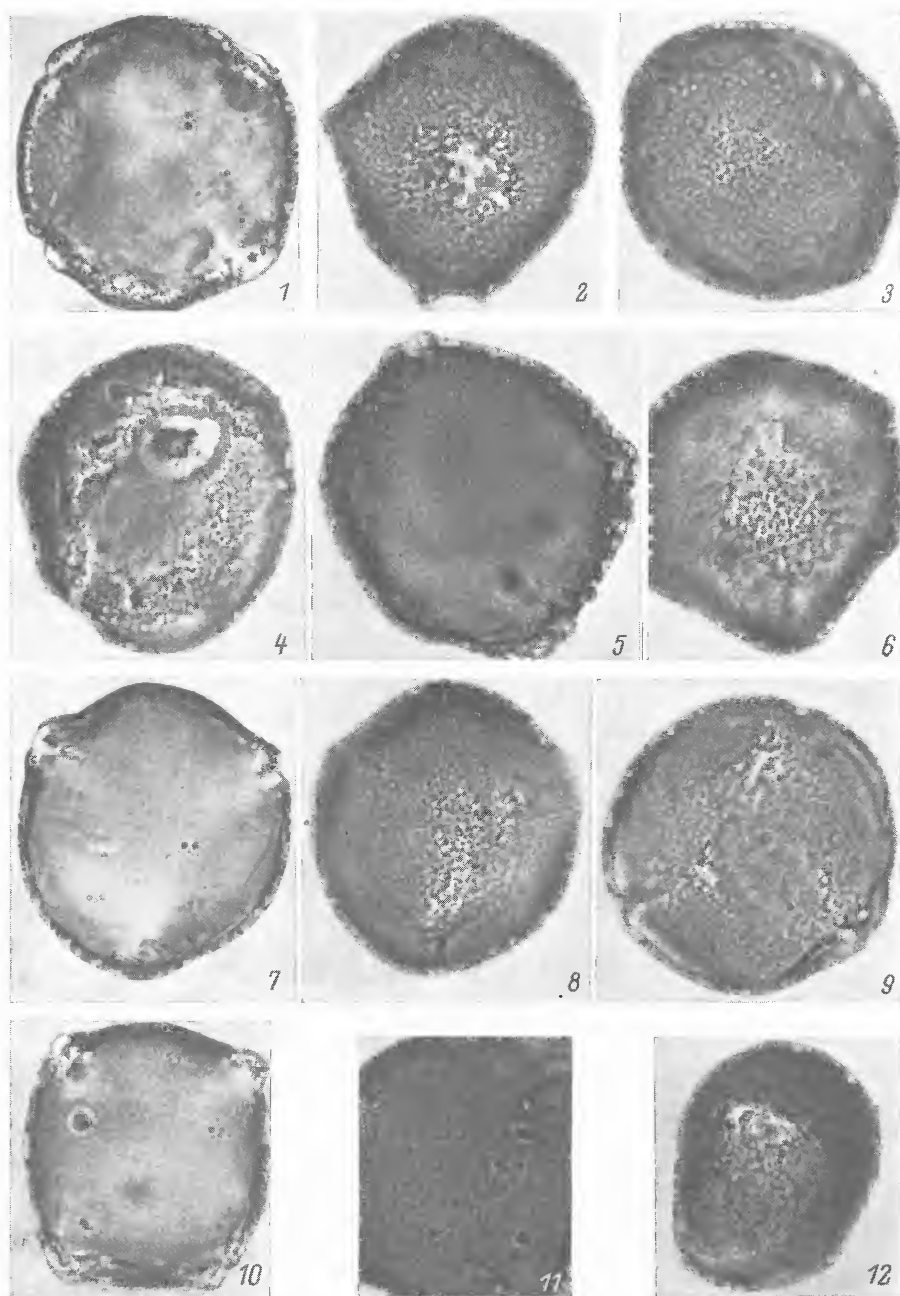


Рис. 2. Микрофотографии пыльцевых зерен рода *Scopolia*, выполненные на световом микроскопе (×900).

1—3 — *S. parviflora*; *4—6* — *S. japonica*; *7—9* — *S. tubiflora*; *10—12* — *S. caucasica*. *1*, *5*, *7*, *10* — оптический разрез; *2*, *4*, *8*, *9*, *12* — строение апертур; *3*, *6*, *11* — скульптура.

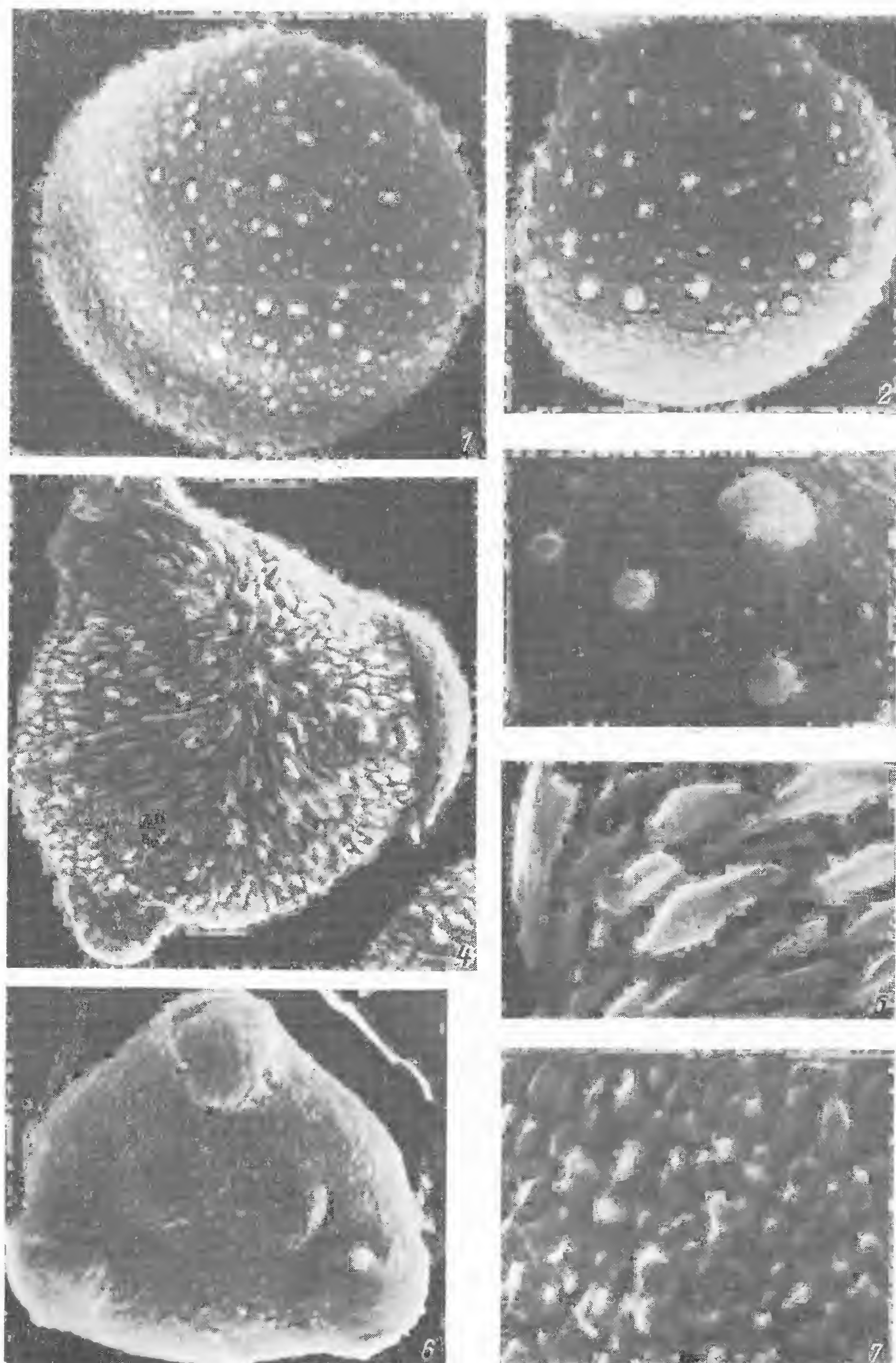


Рис. 3. Микрографии пыльцевых зерен родов *Whitleya*, *Atropanthe* и *Scopolia*, выполненные со сканирующим электронным микроскопом.

1 — *Whitleya stramonifolia* (общий вид, ×1350); *2*, *3* — *W. tangutica* (*2* — общий вид, ×1350; *3* — деталь скульптуры, ×6000); *4*, *5* — *Atropanthe sinensis* (*4* — общий вид, ×1350; *5* — деталь скульптуры, ×6000); *6*, *7* — *Scopolia caucasica* (*6* — общий вид, ×1350; *7* — деталь скульптуры, ×9 000).

К с. 151

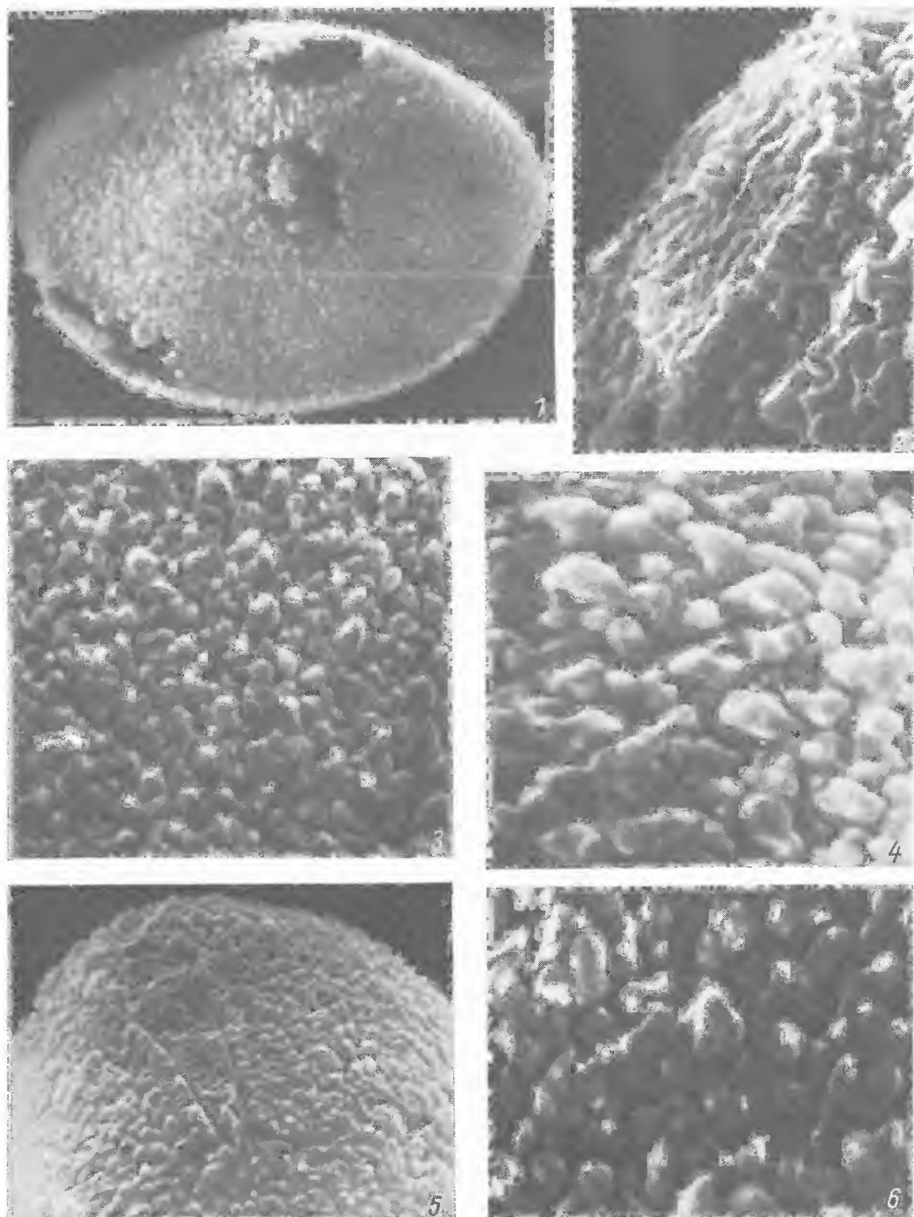


Рис. 4. Микрографии пыльцевых зерен рода *Scopolia*, выполненные со сканирующим электронным микроскопом.

1, *3* — *S. parviflora* (общий вид, ×1500; деталь скульптуры, ×6000); *2*, *4* — *S. japonica* (*2* — апертура, ×6000; *4* — деталь скульптуры, ×10 000); *5*, *6* — *S. tubiflora* (*5* — строение борозды, ×8000; *6* — деталь скульптуры, ×10 000).

1 р. 90 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1982, т. 67, 2, 129—264